ANALYSE DER WIRKUNG DES NaCl AUF DIE ENTWICKLUNG, SUKKULENZ UND TRANSPIRATION BEI SALICORNIA HERBACEA, SOWIE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN EINFLUSS DER SALZAUFNAHME AUF DIE WURZELATMUNG BEI ASTER TRIPOLIUM

von

M. VAN EIJK

(Mit den Tafeln XI und XII)

INHALTSVERZEICHNIS

KAPITEL I. EINLEITUNG.
§ 1. Einleitung 561
§ 2. Fragestellung 563
KAPITEL II. KULTURVERSUCHE.
§ 3. Einleitung 564
§ 4. Kulturmethoden 565
§ 5. Einfluss der verschiedenen Salze auf die Entwicklung von Salicornia 567
§ 6. Diskussion 575
§ 7. Die optimale Salzkonzentration in Bezug auf deren Konzentration an den natürlichen Standorten . . 578
§ 8. Aschenanalyse 581
KAPITEL III. DER SUKKULENTE BAU BEI HALOPHYTEN.
§ 9. Einleitung 581
§ 10. Sukkulenzgradbestimmungen 583
§ 11. Zusammenfassung und Diskussion 585
KAPITEL IV. TRANSPIRATION.
§ 12. Einleitung 588
§ 13. Methode 593
§ 14. Transpiration von Salicornia, gezüchtet in Lösungen mit Zugabe von 0—4% NaCl 594
§ 15. Transpiration von Salicornia, gezüchtet in einer KCl-Lösung von 1/12—8/12 mol Konzentration 598

§ 16. Transpiration in $CaCl_2$-Lösungen 600
§ 17. Transpiration in $MgCl_2$-Lösungen 602
§ 18. Transpiration in $NaNO_3$-Lösungen 602
§ 19. Transpiration in Na_2SO_4-Lösungen 605
§ 20. Transpiration bei 1/12 mol NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4 608
§ 21. Transpiration bei 2/12 mol NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4 608
§ 22. Transpiration bei 3/12 mol NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4 608
§ 23. Transpiration bei 4/12 mol NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4 611
§ 24. Diskussion und Zusammenfassung 613
§ 25. Problem der physiologischen Trockenheit in Zusammenhang mit dem spezifischen Einfluss der Salze auf die Transpiration 619

KAPITEL V. SALZAUFNAHME UND WURZELATMUNG.
§ 26. Einleitung 619
§ 27. Kontroverse Lundegårdh-Steward. Kritische Betrachtung der Ausführungen Stewards 622
§ 28. Fragestellung 625
§ 29. Methodik 626

KAPITEL VI. BESTIMMUNG DER SALZATMUNG.
§ 30. Versuche 634
§ 31. Anionen- und Salzatmung 637
§ 32. Bestimmung des k-Wertes für NaCl 638
§ 33. Variation der k-Werte 646
§ 34. Der k-Wert bei Na_2SO_4 647
§ 35. Diskussion 648

KAPITEL VII. DIE KONSTANTE k UND DAS HALOPHYTENPROBLEM.
§ 36. Die Konstante k und das Halophytenproblem. . 651

ZUSAMMENFASSUNG 654

LITERATUR 656

KAPITEL I.

EINLEITUNG.

§ 1. *Einleitung.*

Stocker gibt in seinem Sammelreferat: „Das Halophytenproblem" 1928 folgende Begriffsbestimmung von Halophyten:

„. . . . so ist jede Pflanze als Halophyt zu bezeichnen, die in irgendeinem Stadium ihres Lebens einer Salzwirkung ausgesetzt ist, die von der grossen Masse der „normalen" glykischen Pflanzenarten nicht ohne Schaden ertragen wird (S. 266).

Laut dieser Begriffsbestimmung ist also der Standort das Kriterium, und wird also das Halophytenproblem als ein ökologisch-pflanzengeographisches betrachtet.

Aus Kulturversuchen geht jedoch hervor, dass in Bezug auf ihr Verhalten gegenüber dem Kochsalz im Boden, mehrere Pflanzentypen zu unterscheiden sind.

I. Als erste Gruppe gibt es eine Anzahl Pflanzen, die das NaCl in geringer Menge ertragen, deren optimale Entwicklung jedoch auf nicht-salzigem, glykischem Boden erfolgt.

Nach ihren natürlichen Standorten lassen sie sich in zwei weitere Gruppen spalten.

I*a*. Pflanzen, die immer auf glykischem Boden wachsen, jedoch dem NaCl im Boden gegenüber eine gewisse Resistenz aufweisen;

I*b*. Pflanzen, die auf halischem Boden vorkommen, jedoch ihre optimale Entwicklung auf glykischem Boden zeigen.

Letzteres ist vielleicht der Fall bei Plantago maritima, Spergularia media, deren optimale Entwicklung nach Terras auf einem glykischen Boden erfolgt. (S. auch Benecke und Arnold 1931 und Halket 1915).

In der Literatur gibt es für ersteren Fall viele Beispiele; man hat öfters glykische Pflanzen auf einem NaCl-haltigen Boden gezüchtet um den Einfluss dieses Salzes auf die glykische Pflanze zu erforschen. In diesem Zusammenhang sei z.B. auf die bekannten Versuche Lesages mit Lepidium sativum und Pisum sativum, sowie auf die Versuche Schratz' hingewiesen.

II. Ausser den Pflanzen der ersterwähnten Gruppe gibt es solche, deren optimale Entwicklung in einem NaCl-haltigen Milieu erfolgt; diese Pflanzen werden in der Natur immer auf salzigem Boden angetroffen.

Die beiden letztgenannten Gruppen gehören der Begriffsbestimmung Stockers an. Jedoch sehen wir, dass das Salz bei beiden die Entwicklung wesentlich verschieden beeinflusst. Von den Pflanzen der einen Gruppe wird das Salz nämlich nur ertragen, während es für die optimale Entwicklung der Pflanzen der zweiten Gruppe unbedingt erforderlich ist.

Bei den nach Stocker begrifflich bestimmten Halophyten hat das NaCl also physiologisch verschiedene Einflüsse auf einen oder mehrere Lebensprozesse.

Vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet, wäre es zu empfehlen, als „Halophyten" nur diejenigen Pflanzen zu bezeichnen, die NaCl zu ihrer optimalen Entwicklung brauchen; die Gruppe ist dann homogen und von den Pflanzen, die das Salz nur ertragen, scharf getrennt.

Hierzu bemerke ich noch, dass alle Halophyten bei der Kultur auf einem sogenannten glykischen Boden das in diesem enthaltene NaCl gierig aufnehmen und dieses Salz in verhältnismässig hohem Masse enthalten (vgl. z.B. Schimper 1891, Schratz 1936, v. Eijk 1934 und § 8).

Möglicherweise genügt schon diese geringe Salzmenge in dem nicht-halischen Boden zur Entwicklung dieser Pflanzen. Nur eine Kultur auf unbedingt kochsalzfreiem Boden würde die Entscheidung herbeiführen können, ob diese Pflanzen wirklich ihre optimale Entwicklung ohne NaCl erreichen und also überhaupt auf einem NaCl-freien Boden wachsen können, oder aber ob sie dieses Salz unbedingt für ihre optimale Entwicklung brauchen und also auch der physiologischen Begriffsbestimmung nach zu den Halophyten gerechnet werden müssen.

Dass das NaCl innerhalb oder ausserhalb der Pflanze in mancher Hinsicht in den Lebensprozess eingreift und dass dieses Salz seinen günstigen oder ungünstigen Einfluss geltend macht, steht wohl fest. Jedoch ist uns trotz vieler Versuche von der Wirkung dieses Salzes, nur noch sehr wenig bekannt und das Halophytenproblem ist also bei weitem noch nicht gelöst. Um zu einer Lösung zu gelangen, müsste die Untersuchung mehr im experimentell physiologischen Sinne erweitert werden. So geben z.B. ökologische Studien, die sich mit der Verteilung der Halophyten an ihren Standorten beschäftigen, keine Antwort auf die Frage, durch welche Ursachen die Salzpflanzen an diesen Orten vorkommen können.

§ 2. *Fragestellung.*

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, geht aus vielen Kulturversuchen hervor, dass das NaCl im Boden einen günstigen Einfluss auf bestimmte Pflanzen ausübt; letztere sind von mir als „Halophyten" bezeichnet worden. Ausser der Tatsache, dass das NaCl den obengenannten Einfluss hat, ist von der Wirkung dieses Salzes nur wenig bekannt. Man weiss nicht, ob diese Wirkung dem Na-Ion oder dem Cl-Ion zugeschrieben werden muss, oder aber, ob eine Kombination der beiden diese günstige Wirkung ergibt, oder ob diese Pflanzen osmophil sind und infolgedessen das bessere Wachstum den höheren osmotischen Werten der Salzlösungen zugeschrieben werden müsste.

In meinen Versuchen ist eine nähere Analyse der Wirkung des NaCl angestrebt worden. Zu dem Zweck wurde Salicornia herbacea in verschieden konzentrierten NaCl-Lösungen gezüchtet und weiter in Lösungen, in denen entweder das Na-Ion oder das Cl-Ion ganz oder teilweise durch andere Ionen ersetzt wurde.

Ausser einem Einfluss auf die Entwicklung, hat das Salz überdies eine morphogene Wirkung, u.a. auf den Sukkulenzgrad der Pflanzen. Dadurch, dass bei den obenerwähnten Kulturversuchen Bestimmungen des Sukkulenzgrades ausgeführt wurden, konnte festgestellt werden, ob diese Wirkung auf dem Na-Ion, dem Cl-Ion oder aber auf dem osmotischen Wert beruht. Auch wurden viele Daten betreffs des morphologischen Einflusses anderer Ionen, über deren Wirkung uns nur noch wenige Angaben zur Verfügung stehen (Batalin 1896 und Keller 1925) und auf denen trotzdem die Theorie Walters (1926) über das Zustandekommen der Sukkulenz bei Halophyten beruht, erhalten.

Obgleich die Transpiration bei Halophyten im Mittelpunkt des Interesses steht, und obgleich der Einfluss des NaCl auf diesen Prozess sich deutlich herausgestellt hat, ist uns von der näheren Wirkung dieses Salzes nur wenig bekannt. Auch dieses wurde nun dadurch weiter untersucht, dass der Einfluss einer teilweisen oder völligen Ersetzung dieses Salzes durch andere Salze geprüft wurde.

Ausser dem Einfluss der verschiedenen Salze auf die Entwicklung, auf die Sukkulenz und Verdunstung, wurde auch noch die Salzaufnahme dieser Pflanzen untersucht. Halophyten sind ja Pflanzen, die viele Salze (meistens NaCl) enthalten; bei diesen Pflanzen findet also, im Vergleich zu den auf glykischem Boden gewachsenen, eine starke Salzaufnahme statt. Die bei der Salzaufnahme auftretende Prozesse werden sich also bei den genannten Pflanzen in äusserst gesteigertem Masse geltend machen.

Untersuchungen von Steward, Hoagland, Rosen-

fels, Lundegårdh u.a. zeigten, dass die Salzaufnahme und die Salzspeicherung in innigem Zusammenhang mit der Atmung stehen. (Für eine ausführliche Behandlung verweise ich auf § 26).

Der Ansicht Lundegårdhs nach besteht ein enger Zusammenhang zwischen den beiden genannten Prozessen: ein Teil der Wurzelatmung würde durch die Salzaufnahme, und zwar speziell durch die Anionenaufnahme, verursacht; die Grösse dieser Atmung wäre von der aufgenommenen Menge abhängig. Wenn obiges auch für die Salzaufnahme der Halophyten zutrifft, so zieht dies besonders für diese Pflanzen Konsequenzen hinsichtlich der Wurzelatmung nach sich.

Im zweiten Teil meiner Versuche ist speziell diese Frage, d.h. eine etwaige Beziehung zwischen der Wurzelatmung und der Salzaufnahme eines Halophyts (Aster Tripolium) weiter untersucht worden.

Literatur.

In Bezug auf das Halophytenproblem wurden in der Literatur schon einige Zusammenfassungen gegeben, d.h. von Stocker im Jahre 1928 und 1933. Für die allgemeinen Probleme und eine Literaturübersicht weise ich auf diese Zusammenfassungen, denen auch ein ausgedehnter Literaturnachweis beigefügt ist, hin. Ich kann mich also hauptsächlich auf diejenigen Versuche, die mit den meinigen in Beziehung stehen, beschränken.

KAPITEL II.

KULTURVERSUCHE.

§ 3. *Einleitung.*

An von salzigen Standorten herrührenden Pflanzen wurden schon mehrmals Kulturversuche ausgeführt; bei diesen wurde meistens erforscht, ob diese Pflanzen das Salz ihres Milieus unbedingt brauchen und ob ihr typisch-morphologischer Bau durch dieses Salz verursacht wird. Auch wurde in ähnlichen Versuchen der Einfluss des NaCl auf bestimmte physiologische Prozesse, und wohl fast immer der Einfluss dieses Salzes auf die Wasserabgabe, verfolgt.

Was den ersten Punkt betrifft, führen alle Versuche, kurz zusammengefasst, zu dem Ergebnis, dass das NaCl des Bodens bei einer Anzahl von Pflanzen eine hemmende Wirkung auf die Entwicklung ausübt; diese Pflanzen zeigen also auf einem glykischen Boden ihre günstigste Entwicklnng. Bei anderen Pflanzen dagegen hat das NaCl eine stimulierende Wirkung oder ist zum Wachstum unbedingt erforderlich; die optimale Entwicklung dieser Pflanzen erfolgt also auf einem halischen Boden. (Terras 1915, Halket

1915, Keller 1925, Benecke & Arnold 1931, v. Eijk 1934).

Eine weitere Analyse der Wirkung des NaCl, z.B. welches der beiden Ionen die günstigste Wirkung hat oder ob die Wirkung des Salzes nur von dem osmotischen Wert der Salzlösung abhängig ist, wird nicht gegeben. Nur Kulturversuche, bei denen die Wirkung des NaCl mit der anderer Salze verglichen wird, könnten diese Frage lösen. Dies ist nicht nur von theoretischer Wichtigkeit, sondern hat auch direkte Bedeutung für die Verbreitung der Halophyten. Bodenanalysen ergeben, dass die Zusammensetzung der Salze nicht immer die gleiche ist; dass sowohl die Menge wie die Art der Salze Unterschiede aufweisen.

Von dem Einfluss der Salzarten auf die Entwicklung ist nicht viel bekannt; dies erschwert die Wertung der an den Standorten gemachten Beobachtungen. Montfort u. Brandrup 1927 z.B. beobachteten, dass auf einem stark sulfathaltigen Boden Salicornia schwer keimt und nur dürftig wächst; auch sterben die Keimlinge oft ab. Genannte Forscher schreiben dies der qualitativen Salzzusammensetzung, d.h. dem im Verhältnis zum Cl-Gehalt hohen SO_4-Gehalt zu. Aus meinen Kulturversuchen geht jedoch hervor, dass Salicornia auf einem Sulfatboden sehr gut, und zwar ebenso gut als auf einem NaCl-Boden keimt und dass auch die erste Entwicklung eine sehr gute ist; erst nach etwa einem Monat bleibt die Entwicklung hinter der der auf NaCl-Böden gewachsenen Pflanzen etwas zurück, ist jedoch noch als gut zu bezeichnen (§ 6). Aus letzteren Versuchen geht also deutlich hervor, dass das oben erwähnte Versagen der Pflanzen an den sulfathaltigen Standorten anderen Ursachen zugeschrieben werden muss.

Keller 1925 züchtete Salicornia in anderen Salzlösungen und verglich deren Wirkung mit der des NaCl. Die Konzentrationen des letzteren waren etwa: 0,08—0,8—2,4 u. 4%; das KCl wurde in äquimolaren Lösungen angewandt. Weiter gelangten nur noch eine Na_2SO_4-Lösung, sowie nur eine K_2SO_4-Lösung, beide äquimol. einer 0,8 proz. NaCl-Lösung, zur Untersuchung. Es ergab sich, dass das KCl in der niedrigsten Konzentration (0,08%) etwa dieselbe Wirkung wie das NaCl hat; in der darauf folgenden Konzentration (0,8%) jedoch ist die Entwicklung in der KCl-Lösung schon viel geringer als in der gleich starken NaCl-Lösung und bei den stärkeren Lösungen zeigt sich deutlich, dass dann die schädliche Wirkung des KCl viel grösser als die des NaCl ist, bei dem sich in einer 0,8 proz. Lösung das Wachstum optimal zeigt.

Auch wird aus diesen Versuchen gefolgert, dass die Wirkung des SO_4-Ions eine etwas ungünstigere als die des Cl-Ions ist. Jedoch ist die Zahl der angewandten Konzentrationen (nur eine bei SO_4) zu gering, um einen klaren Überblick über die Ersetzungsmöglichkeiten des Na-Ions oder des Cl-Ions durch andere Ionen zu gewinnen.

Bei den folgenden Versuchen ist Salicornia in einer beträchtlichen Anzahl (48) Salzlösungen gezüchtet worden; demgemäss wurde ein vollständigerer Überblick über die Wirkung des NaCl und der anderen Ionen erhalten.

§ 4. *Kulturmethoden.*

Als Kulturboden wurde bei diesen Versuchen ein Gemisch von Klei und Sand, welche beide nahezu Cl-frei waren, benutzt; zu diesem Gemisch wurde dann eine Nährlösung sowie verschiedene, unten zu erwähnende, Salze gefügt. Der Klei wurde getrocknet, zermahlen, worauf dann zwei Raumteile mit einem Raumteil trocknem Sand vermischt wurden.

Jedes Kulturgefäss (Aquariumgläser) enthielt 5 kg dieses Gemisches und ausserdem 2 Liter Nährlösung und die verschiedenen Salze, deren Wirkung auf Salicornia untersucht wurde.

Als Nährsalze wurden diejenigen, die K e l l e r für die Züchtung der genannten Pflanzen benutzte, angewandt, nämlich pro Liter Wasser:
2 gr $Ca(NO_3)_2$ und überdies je 0,5 gr der folgenden Salze:
KNO_3; KH_2PO_4; $MgSO_4$; $Fe_3(PO_4)_2$.
Der Wassergehalt wurde durch Wiegungen kontrolliert, bzw. konstant gehalten.

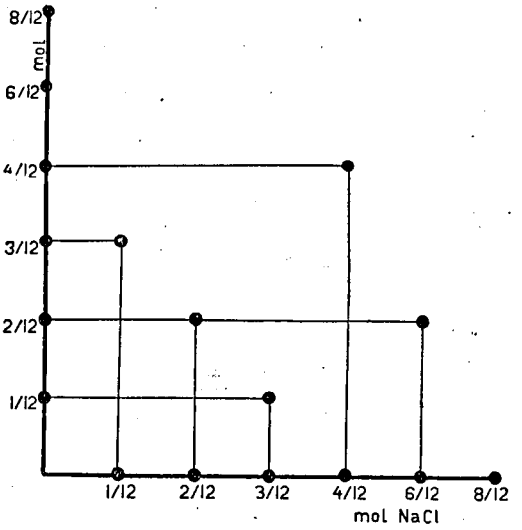


Fig. 1. Graphische Darstellung der Salzlösungen, in denen Salicornia herbacea gezüchtet wurde.
Abszisse: die Konzentrationen NaCl.
Ordinate: die Konzentrationen KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ oder Na_2SO_4.
Die Zusammensetzung der Gemische von NaCl mit den genannten Salzen ist weiter aus der Figur ersichtlich.

Salzlösungen.

Ausser den obengenannten Salzen enthielt der Kulturboden noch die Salze:
NaCl; KCl; $CaCl_2$; $MgCl_2$ und $NaNO_3$ oder Na_2SO_4,
deren Konzentrationen bezw.
0; 1/12; 2/12; 3/12 und 4/12 Mol betrugen.
(Zum Vergleich sei bemerkt, dass diese Konzentrationen denen einer 0; 0,5; 1,0; 1,5 und 2,0 proz. NaCl-Lösung entsprechen). Überdies wurde das Na-Ion oder Cl-Ion teilweise durch eins der obengenannten Elemente ersetzt, jedoch so, dass immer dieselbe Gesamtkonzentration (4/12 Mol) beibehalten wurde. Letztere wurde gewählt, weil Salicornia in den Kulturversuchen mit NaCl in dieser Konzentration ihre optimale Entwicklung zeigte (v. E ij k 1934). Der NaCl-Gehalt dieses Gemisches war also 1/12;

TAFEL XI.

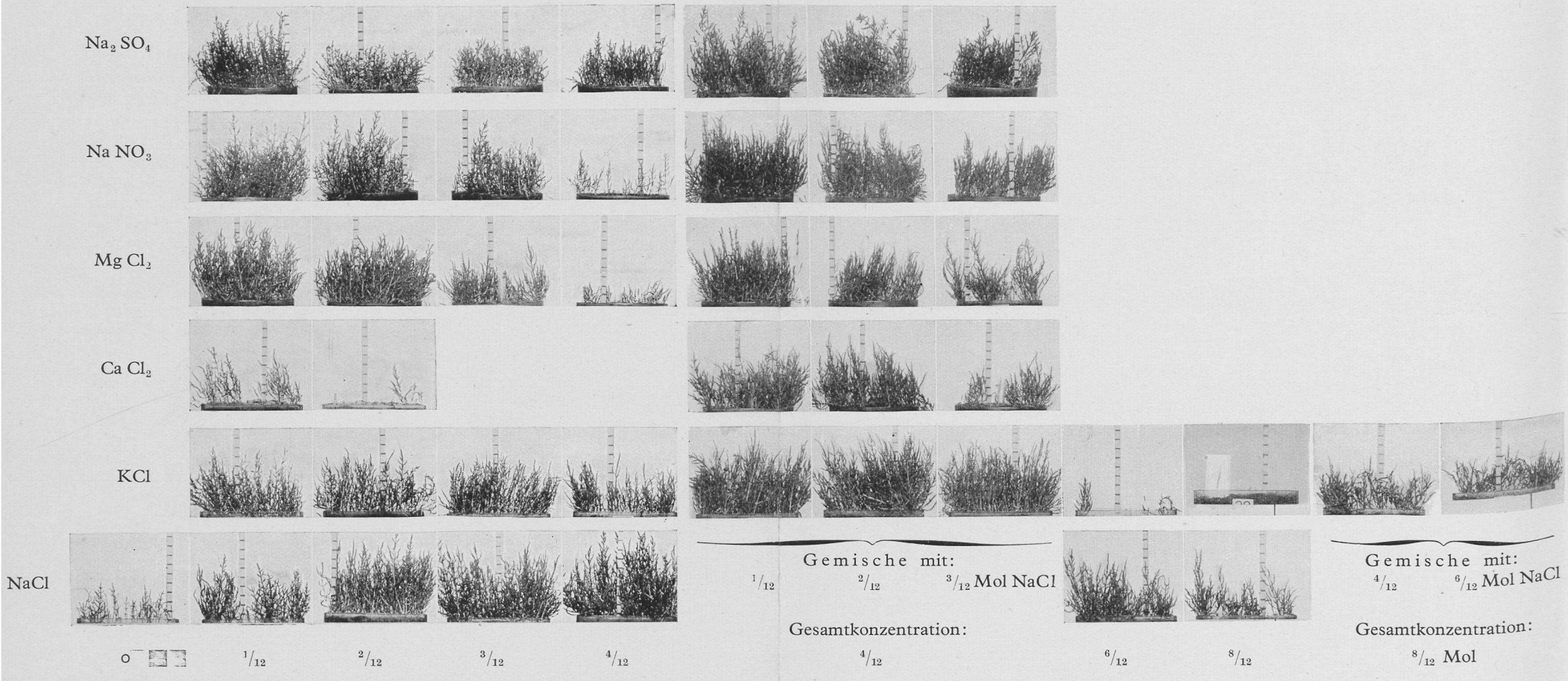


Abb. 1. Salicornia gezüchtet auf verschiedenen Salzkonzentrationen (NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4) und Mischungen derselben mit NaCl.

Die Photographien sind nach der Konzentration des Salzes geordnet; bei den Gemischen nimmt der NaCl-Gehalt von links nach rechts zu (die Gesamtkonzentration bleibt 4/12 bzw. **8**/12 mol).

2/12 und 3/12 Mol; die übrigen 3/12; 2/12 und 1/12 Mol Konzentrationen wurden von den übrigen Salzen, d.h. von

KCl; $MgCl_2$; $CaCl_2$, Na_2SO_4 oder $NaNO_3$ gebildet.

Das NaCl und das KCl wurde in noch höheren Konzentrationen, nämlich 6/12 und 8/12 Mol (gleichwertig mit 3% und 4% NaCl), angewandt. Überdies wurden folgende Gemische der beiden Salze untersucht:

4/12 Mol NaCl + 4/12 Mol KCl und 6/12 Mol NaCl + 2/12 Mol KCl (s. auch Fig. 1).

§ 5. *Einfluss der verschiedenen Salze auf die Entwicklung von Salicornia.*

Das Wachstum von Salicornia mit den verschiedenen Salzen und in deren verschiedenen Konzentrationen (für deren Zusammensetzung nach § 4 verwiesen wird) lässt sich in erster Linie nach den Lichtbildern der verschiedenen Kulturen (s. Tafel XI, Abb. 1) beurteilen. Überdies kommt das in jeder Salzlösung gebildete Gesamttrockengewicht (Fig. 2) für diese Beurteilung in Betracht. Letzteres hat jedoch den Nachteil, dass dabei die *Zahl* der in der Kultur am Leben gebliebenen Pflanzen eine zu grossen Einfluss hat und weniger über die individuelle Entwicklung der Pflanzen aussagt. Darum wurde auch das *mittlere* Trockengewicht bestimmt und als Mass für die Entwicklung herangezogen. (Fig. 3). Zwar führen beide Bestimmungsweisen im allgemeinen zu denselben Ergebnissen, jedoch zeigen sich in mancher Hinsicht bedeutende Unterschiede; so ist z.B. bei 1/12 Mol $CaCl_2$ das Trockengewicht durch die geringe Zahl der in dieser Lösung zur Entwicklung gekommenen Pflanzen gering, während die individuelle Entwicklung die in dem mittleren Trockengewicht zum Ausdruck kommt, ziemlich gut ist. Das mittlere Trockengewicht wird jedoch bisweilen durch die vielen klein gebliebenen Pflanzen stark herabgemindert, so dass dann zu geringe Werte erhalten werden und diese also das Wachstum in der betreffenden Salzlösung nicht richtig wiedergeben. In der Fig. 4 sind noch die Anzahl der in den verschiedenen Lösungen zur Entwicklung gekommenen Pflanzen dargestellt. Es wurde bei jeder Salzlösung etwa die gleiche Samenmenge benutzt; die letztgenannte Kurve gibt also die Keimungsmöglichkeit und die Lebensfähigkeit wieder.

Im folgenden wird erst die Keimung und das weitere Wachstum kurz beschrieben, während im § 6 erforscht wird, welche Faktoren diese Entwicklung beeinflussen.

1. *Entwicklung auf NaCl-haltigen Böden.*

Obschon die Keimung der Samen nicht mengenmässig verfolgt wurde, wurden dennoch einige Daten betreffs des Einflusses der

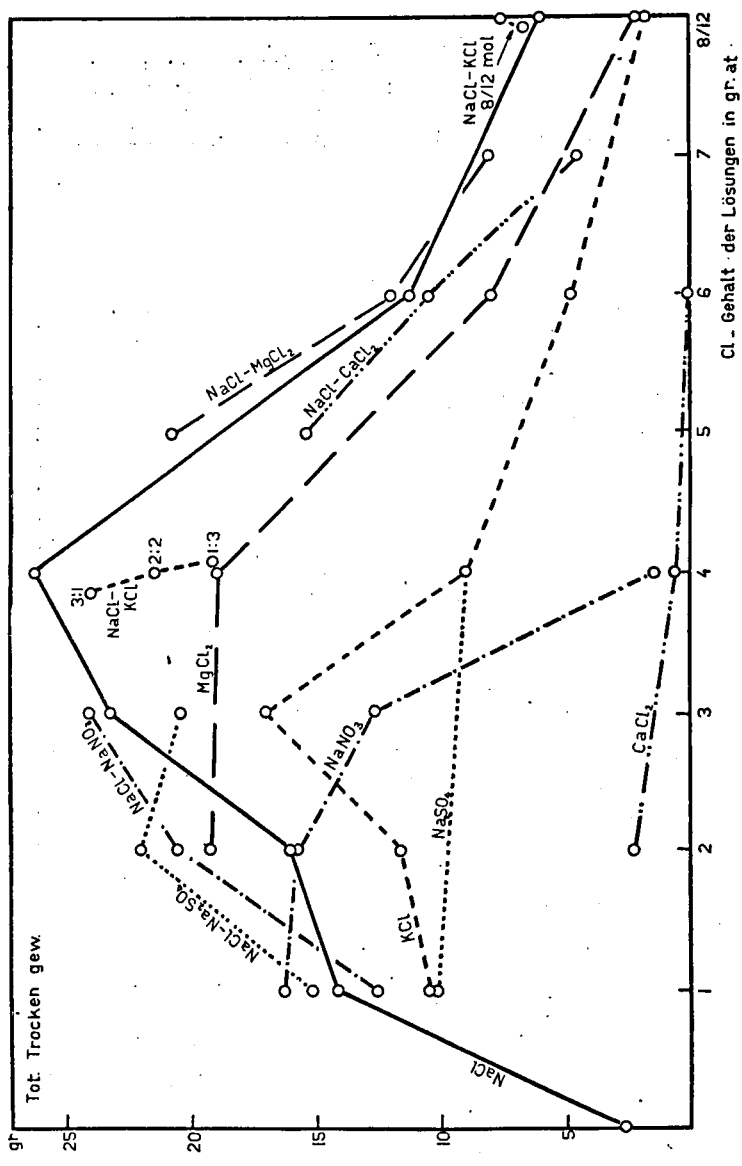


Fig. 2. Gesamttrockengewichte von Salicornia, gezüchtet auf verschiedenen Salzlösungen im Zusammenhang mit dem Cl-Gehalt dieser Lösingen.
Abszisse: die Cl-Mengen in den Salzlösungen.
Ordinate: die Gesamttrockengewichte der Doppelversuche in Gramm.
Vollständigkeitshalber sind auch die Trockengewichte in den $NaNO_3$- und Na_2SO_4-Lösungen angegeben.

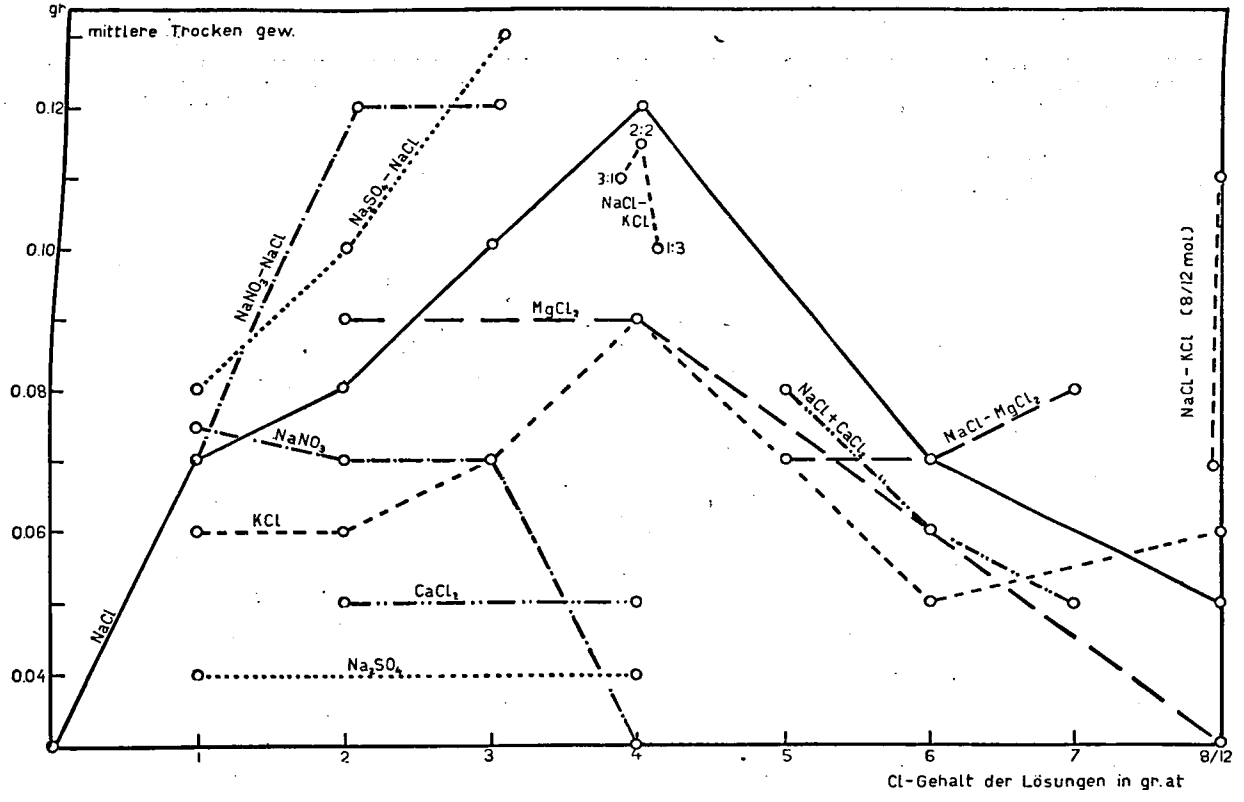


Fig. 3. Mittlere Trockengewichte von Salicornia, gezüchtet auf verschiedenen Salzlösungen im Zusammenhang mit dem Cl-Gehalt dieser Lösungen.
Abszisse: die Cl-Mengen in den Salzlösungen.
Ordinate: die mittleren Trockengewichte in Gramm.
Vollständigkeitshalber sind auch hier die mittleren Trockengewichte der Pflanzen, gezüchtet in den $NaNO_3$- und Na_2SO_4-Lösungen angegeben.

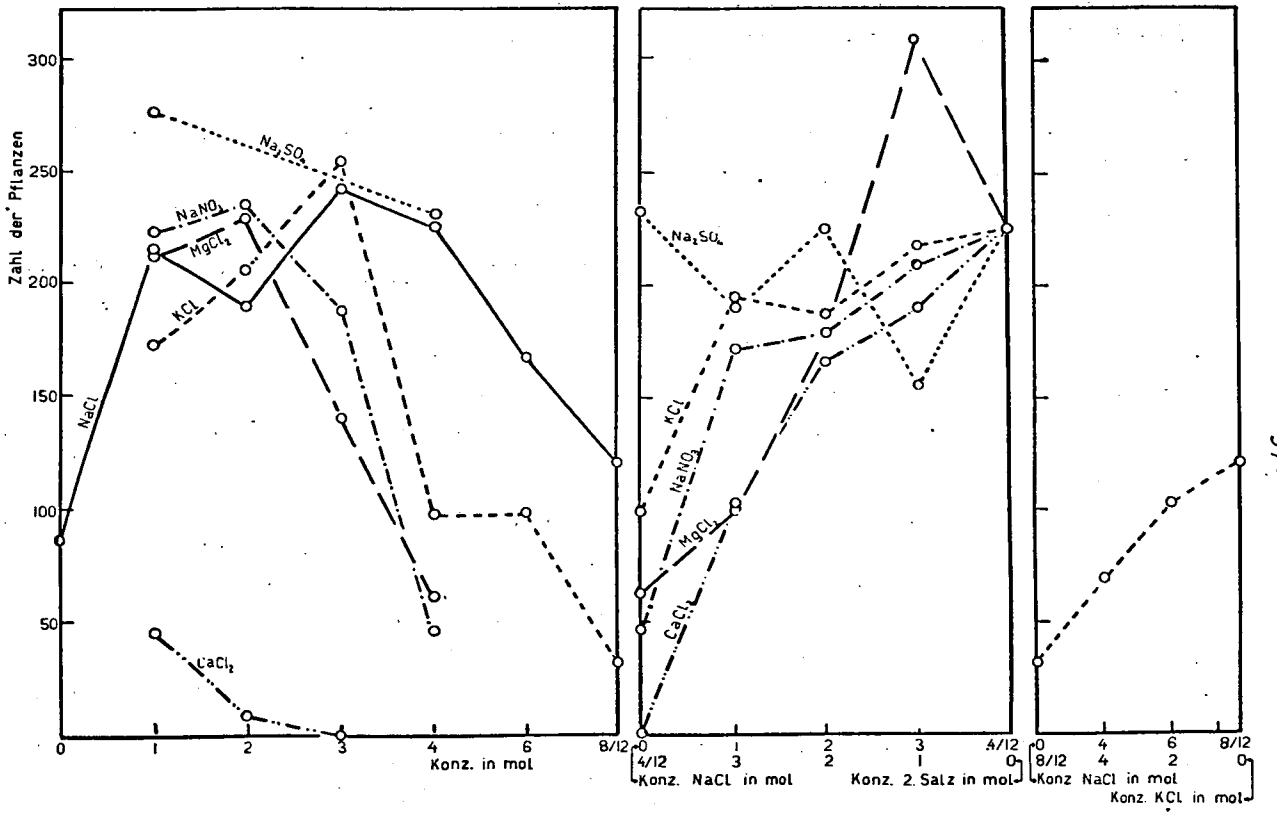


Fig. 4. Zahl der Pflanzen, geerntet nach etwa 3 Monaten von den benutzten Salzlösungen am Ende des Versuchs. Abszisse: die Konzentrationen der Salzlösungen und bei den Gemischen, die Menge NaCl, die diese enthalten (Gesamtkonzentration 4/12 mol; bei NaCl/KCl-Gemischen bis zu einer Gesamtkonzentration von 8/12 mol).

TAFEL XII.

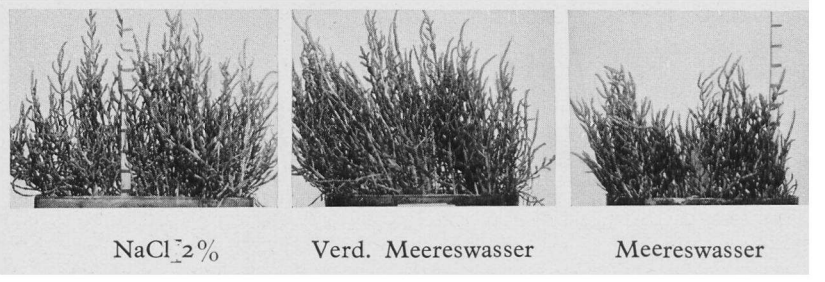


Abb. 2. Salicornia gezüchtet bzw. auf NaCl 2% (plus Nährsalze), verdünntes Meereswasser (Salzkonz. 2%) und natürliches Meereswasser (plus Nährsalze).

Abb. 3. Wasserkulturen von Salicornia. Konzentration der Lösungen 0, 0,8, 1,6, 2,4, 3,2, und 4% NaCl und Meereswasser (plus Nährsalze von K e l l e r). Die über einander gestellten Töpfe besitzen dieselbe Konzentration.

verschiedenen Salze und deren Konzentration auf die Keimungsgeschwindigkeit sowie auf den Keimungsprozentsatz aus den Versuchen erhalten. (Für jedes Kulturgefäss wurden gleiche Gewichtsmengen einer Mischung von Samen und beim Dreschen der Mutterpflanze entstandenen Pflanzenteilchen benutzt).

Aus diesen Versuchen ergab sich wiederum die schon öfters festgestellte Tatsache, dass in höheren NaCl-Konzentrationen die Keimungsgeschwindigkeit abnimmt.

Auffällig ist die grosse Sterbezahl der Keimlinge auf einem glykischen Boden, obgleich die Keimung an und für sich auf diesem Boden eine sehr gute, ja nach vielen Forschern (Poma 1922, Montfort & Brandrup 1927, Bickenbach 1931, Schratz 1934) sogar eine optimale ist. Es wäre für das Halophytenproblem interessant, wenn wir wüssten, warum nur einige wenige Pflanzen imstande sind im Leben zu bleiben und hernach noch eine, sei es dürftige, Entwicklung aufweisen.

Dieses Verhalten führt unmittelbar zu der Frage, ob die im Leben gebliebenen Pflänzchen vielleicht zur Aufnahme grösserer Mengen NaCl imstande gewesen wären. Aus diesen und ähnlichen Kulturversuchen geht ja deutlich hervor, dass das NaCl einen günstigen Einfluss auf die Lebensfähigkeit und auf das Wachstum von Salicornia ausübt.

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, nehmen alle Halophyten das in einem sogenannten „glykischen" Boden enthaltene NaCl gierig auf und zeichnen sich durch einen verhältnismässig hohen Gehalt dieses Salzes aus. Möglicherweise verdanken einige Pflänzchen in obenerwähntem Falle diesem Umstand ihr Wachstum. Auf jeden Fall darf man aus diesen Versuchen nicht schliessen, dass Salicornia ohne NaCl zu züchten wäre, wie immer aus ähnlichen Resultaten gefolgert wurde. Bei zunehmender Konzentration der NaCl-Lösung nimmt sowohl die Lebensfähigkeit als auch die Entwicklung stark zu. Aus den Versuchsergebnissen geht also deutlich hervor, dass Salicornia ein Halophyt im physiologischen Sinne ist, d.h. sein Optimum auf salzhaltigem Boden hat. Das Optimum wird bei 4/12 Mol (= 2%) NaCl erreicht; in höheren Konzentrationen nimmt das Wachstum wieder ab.

Zur Kontrolle wurden noch Versuche in natürlichem und in 2%igem Meereswasser (nebst den Nährsalzen) durchgeführt; auch bei diesen kam ein Optimum bei 2% Salzgehalt heraus (s. Tafel XII, Abb. 2). Überdies ergab sich, dass das Wachstum in der NaCl-Lösung dem im natürlichen Meereswasser nicht nachsteht; das Meereswasser kann also bei Versuchen ohne Bedenken durch eine NaCl-Lösung ersetzt werden.

2. *KCl-Böden.*

In dieser Versuchsreihe steht die Keimungsgeschwindigkeit der der NaCl-Reihe, besonders in den höheren Konzentrationen, nach. Übersteigt die Konzentration 4/12 Mol, so stirbt eine grössere Anzahl Keimlinge ab.

Aus der weiteren Entwicklung ergibt sich, dass auch das Wachstum der in einer KCl-Lösung gezüchteten Pflanzen dem der in einer NaCl-Lösung gezüchteten nachsteht. Der *Verlauf* der Wachstumskurve ist jedoch für beide Lösungen die gleiche; auch beim KCl tritt anfangs eine Zunahme, später jedoch eine Abnahme der Entwicklung ein. Hierzu muss noch bemerkt werden, dass bei einem der beiden Doppeltversuche mit 8/12 Mol KCl das Wachstum viel besser als bei dem in den Lichtbildern dargestellten Versuche war, und zwar so, dass das individuelle Wachstum dem bei 4/12 Mol auftretenden etwa gleichkommt. Demzufolge wird ein verhältnismässig hohes mittleres Trockengewicht erzielt, wodurch eine starke Abweichungen auftritt. Hinsichtlich des Wachstumverlaufs sowohl in der KCl- wie auch in der NaCl-Reihe, gibt, meiner Meinung nach, das Lichtbild besser den Wachstumverlauf wieder als das mittlere Trockengewicht.

In den Gemischen von NaCl + KCl (von 4/12 Mol Gesamtkonzentration) erweist sich das Wachstum besser als in der äquimolaren KCl-Lösung, steht jedoch dem in einer NaCl-Lösung ein wenig nach. Dagegen ist in der Gemischlösung 4/12 Mol NaCl + 4/12 Mol KCl die Entwicklung eine etwas bessere als in der äquimolaren NaCl-Lösung; das K hat hier also einen günstigen Einfluss. Dies folgt jedoch nur aus dem *mittleren* Trockengewicht; sowohl die Lichtbilder als auch das *Gesamt*trockengewicht zeigen eine nur geringe Verbesserung der Entwicklung. Letztere stehen der Wirklichkeit näher als das mittlere Trockengewicht; dies ergibt dadurch zu hohe Werte, da hier nur wenig kleine Pflanzen, die das mittlere Trockengewicht herabsetzen würden, vorkommen; dies steht im Gegensatz zu der Topfkultur, bei der sich wegen der grösseren Pflanzenzahl je Topf relativ viel mehr kleine Pflanzen ergeben, wodurch das mittlere Trockengewicht stark herabgesetzt wird.

3. *$CaCl_2$-Böden.*

Schon geringere Konzentrationen dieses Salzes führen eine starke Hemmung der Keimung herbei; auch in den Gemischen von NaCl + $CaCl_2$ lässt sich diese hemmende Wirkung des Ca feststellen. Der Keimungsprozentsatz ist für alle Konzentrationen ziemlich gut, doch bei allen findet eine grosse Sterblichkeit der gerade

gekeimten und der weiter entwickelten Pflanzen statt. Nur in den beiden schwächsten Lösungen bleiben schliesslich noch einige Pflanzen am Leben.

Das Ca-Ion ist also stark giftig. Die Ursache dieser Giftigkeit lässt sich nicht erklären; jedoch ist bekannt, dass dieses Ion einen grossen Einfluss auf die Permeabilität hat und eine starke Wirkung auf das Plasma ausübt.

Die Lebensfähigkeit von Salicornia ist jedoch in den Gemischen, d.h. in den NaCl + $CaCl_2$-Gemischen stark erhöht; auch ist die Entwicklung in diesen Lösungen eine weit bessere; dies wird wohl eine Folge einer antagonistischer Wirkung zwischen beiden Ionen sein.

Da das Ca-Ion zweiwertig ist, müssen wir beim Vergleich mit anderen Salzen, z.B. NaCl, der Tatsache Rechnung tragen, dass in den Ca-Lösungen das Cl im Vergleich zu äquimolaren Lösungen von einwertigen Kationen, in doppelter Menge vorhanden ist; auch ist der osmotische Wert höher.

Aus der Senkung des Gefrierpunktes (Landolt & Börnstein) ergibt sich, dass der osmotische Wert $1\frac{1}{2}$ mal höher als der der äquimolaren NaCl- oder KCl-Lösung ist (s. auch die Diskussion in § 6).

4. *$MgCl_2$-Böden.*

Auch bei diesem Salze wirkt eine Konzentrationssteigerung hemmend auf die Keimungsgeschwindigkeit. Im Vergleich zu anderen Salzen nimmt das $MgCl_2$ eine Mittelstellung zwischen dem NaCl und dem $CaCl_2$ ein. In den Gemischen mit hohem NaCl-Gehalt bleibt die Keimung nicht zurück hinter der der Pflanzen, die in einer nur NaCl enthaltenden Lösung gezüchtet wurden; falls jedoch der $MgCl_2$-Gehalt überwiegt, tritt wieder eine Hemmung ein. Auch der Keimungsprozentsatz nimmt im letzten Falle ab.

Aus der weiteren Entwicklung der Pflanzen ergibt sich, dass das Wachstum in den niedrigeren Konzentrationen (des $MgCl_2$) sehr gut und sogar besser als in einer äquimolaren NaCl-Lösung ist. Ab 3/12 Mol Konzentration nimmt auch bei diesem Salz die Entwicklung schnell ab.

Bei der Kultur auf Gemischen nimmt das Gesamttrockengewicht in dem Masse zu als $MgCl_2$ durch NaCl ersetzt wurde. Die Hauptursache dieser Erscheinung ist die grössere Zahl der zur weiteren Entwicklung gelangten Pflanzen; das mittlere Wachstum bleibt dasselbe. Auch bei diesem Salze muss für die Beurteilung der Ersetzung des Na durch Mg dem Umstand Rechnung getragen werden,

dass in einer $MgCl_2$-Lösung zweimal soviel Cl als in einer äquimolaren NaCl-Lösung enthalten ist; auch ist der osmotische Wert $1\frac{1}{2}$ mal höher (nach den Tabellen von Landolt — Börnstein aus der Herabsetzung des Gefrierpunktes berechnet).

In dem Gemisch 3/12 Mol NaCl + 1/12 Mol $MgCl_2$ übt das Mg einen sehr günstigen Einfluss auf die zur Entwicklung gelangte Pflanzenzahl aus; in diesem Gemisch wird nämlich die höchste Zahl erreicht. Diese Zunahme der Lebensfähigkeit wird wohl dem günstigeren Verhältnis zwischen den einwertigen und den zweiwertigen Ionen zugeschrieben werden müssen; enthält doch auch das natürliche Meereswasser ziemlich viel Mg.

5. *$NaNO_3$-Böden.*

Bei den nun folgenden Versuchen wurde erforscht, inwiefern das Cl des NaCl durch andere Ionen ersetzt werden könnte.

Die Kultur auf den Nitratböden führt zu dem Ergebnis, dass bei den niedrigeren Konzentrationen die Keimungsgeschwindigkeit, im Vergleich zu der in den NaCl-Lösungen, nicht zurückbleibt; erst ab 3/12 Mol tritt eine Hemmung ein und nimmt auch der Keimungsprozentsatz ab. Die weitere Entwicklung zeigt, dass das Wachstum in den niedrigeren Konzentrationen sehr gut ist. In der 1/12 und auch in der 2/12 Mol Lösung bleibt das Wachstum nicht hinter dem in einer äquimolaren NaCl-Lösung zurück. In den höchsten Konzentrationen (4/12 Mol) zeigt sich jedoch eine schädliche Wirkung des NO_3: sowohl die Zahl der Pflanzen als deren Entwicklung nimmt stark ab.

In den $NaNO_3$ + NaCl-Gemischen ist die Entwicklung gut; das mittlere Trockengewicht bei den Gemischen mit 1/12 Mol und 2/12 Mol $NaNO_3$ ist dem der in einer äquimolaren NaCl-Lösung gezüchteten Pflanzen gleich. Bei noch höherem NO_3-Gehalt ist dieses Gewicht jedoch viel geringer.

Die Entwicklung nimmt bei sinkendem Cl-Gehalt ab. Weiter ist zu erwähnen, dass die osmotischen Werte der Lösungen in den angewandten Konzentrationen nicht von den Werten der NaCl- oder KCl-Lösungen abweichen. (Auch hier wurden die osmotischen Werte aus den Gefrierpunktserniedrigungen nach den Tabellen von Landolt und Börnstein ermittelt).

6. *Na_2SO_4-Böden.*

Die Keimung ist in diesen Lösungen sehr gut und ist in den niedrigeren Konzentrationen im Vergleich zu äquimolaren NaCl-Lösungen nicht gehemmt; nur in der 4/12 Mol Lösung zeigte sich

eine geringe Hemmung. In dieser Hinsicht steht also das SO_4-Ion dem Cl-Ion nahe.

Bei diesem Salze ist auffällig, dass sowohl die Keimung als auch die Lebensfähigkeit in *allen* Lösungen sehr gut ist und in den höheren Konzentrationen nicht abnimmt. Auch die Weiterentwicklung ist in allen Konzentrationen fast die gleiche.

Das SO_4 ist also, auch in höheren Konzentrationen, wenig giftig und die günstige Wirkung des Cl-Ions kann teilweise auch durch das SO_4-Ion erreicht werden.

In den Gemischen zeigt sich eine gute Entwicklung. Die Ersetzung des Na_2SO_4 durch äquimolare Mengen NaCl steigert das Wachstum, und zwar in dem Masse als der NaCl-Gehalt hierdurch zugenommen hat.

Die osmotischen Werte der Sulfatlösungen sind höher als die der äquimolaren NaCl-Lösungen (s. Tabelle bei W a l t e r). Der Unterschied ist jedoch dem geringen Dissoziationsgrad des Na_2SO_4 zufolge gering; die teilweise Ersetzung dieses Salzes durch NaCl hat demzufolge nur einen geringen Einfluss auf die osmotischen Werte dieser Gemische.

Der Na-Gehalt ist bei diesem Salze hoch; in den Gemischen ist er selbstverständlich abhängig von dem NaCl-Gehalt.

In den folgenden Paragraphen sind diese Faktoren eingehender betrachtet.

Es muss noch bemerkt werden, dass, obgleich schliesslich die Entwicklung in der NaCl-Reihe besser als in der SO_4-Reihe ist, dies für ein früheres Entwicklungsstadium jedoch nicht zutrifft: wenn die Pflanzen etwa zwei Monate alt sind, ist die Entwicklung in den niedrigeren Konzentrationen (bis zu 2/12 Mol) besser als in den dementsprechenden NaCl-Lösungen.

§ 6. *Diskussion.*

In diesen Versuchen tritt in erster Linie die Tatsache hervor, dass trotz der optimalen *Keimung* in einer NaCl-freien Lösung, nur wenige Pflanzen zur weiteren Entwicklung gelangen. Schon geringe Mengen beliebiger Salze genügen jedoch die Lebensfähigkeit in hohem Masse zu steigern (eine Ausnahme bildet das $CaCl_2$, dessen giftige Wirkung auch in den niedrigeren Konzentrationen vorherrscht). Der Umstand, dass die Lebensfähigkeit durch fast alle angewandten Salze gesteigert wird, könnte zu der Annahme führen, dass diese Erscheinung eine Folge einer nicht-spezifischen Eigenschaft der Salzlösung, d.h. des osmotischen Wertes der Lösung wäre.

Immerhin ist eine günstige spezifische Wirkung des Na-Ions oder des Cl-Ions, die dann durch andere ersetzt werden könnten, nicht

ausgeschlossen. Die Keimungshemmung, die sich bei zunehmender Konzentration bei allen Salzen bemerkbar macht, wird wohl den höheren osmotischen Werten zugeschrieben werden müssen. Nebenbei lässt sich noch eine spezifische Wirkung beobachten. Aus der weiteren Entwicklung geht klar hervor, dass Salicornia ein ausgesprochener Halophyt im physiologischen Sinne ist; findet doch die optimale Entwicklung in einem NaCl-haltigen Milieu statt. Zwar findet in einer NaCl-freien Lösung (die Nährsalze selbstverständlich ausser Betracht gelassen) noch eine dürftige Entwicklung statt, jedoch darf, wie schon erwähnt wurde, aus diesen und ähnlichen Versuchen nicht gefolgert werden, dass die Pflanze ganz ohne NaCl gedeihen könnte, denn dieses Salz ist immer im Boden vorhanden und wird im allgemeinen im starken Masse von der Pflanze resorbiert, so dass sogar auf sogenannten glykischen Böden gezüchtete Salicornia dieses Salz in beträchtlichen Mengen enthalten (s. S. 562).

NaCl-Zufuhr steigert die Entwicklung bis bei 4/12 Mol das Optimum erreicht wird; über diesen Konzentrationswert hinaus nimmt die Entwicklung mit steigender Konzentration fortwährend ab.

Es ist für das Halophytenproblem von höchster Bedeutung zu wissen, welche Faktoren letzten Endes die Wachstumskurve bestimmen. Von vorn herein gibt es drei Faktoren, die einzeln oder vereint die Entwicklung bestimmen können, nämlich:

1. der osmotische Wert der Salzlösung,
2. der Na-Gehalt,
3. der Cl-Gehalt.

Eine Antwort auf diese Frage geben die Versuchsergebnisse, die aus Kulturen mit anderen Salzen (d.h. nicht NaCl) in wechselnden Konzentrationen, sowie in deren Gemischen mit NaCl, erhalten wurden. Die festgestellten Entwicklungsunterschiede in den verschiedenen Salzlösungen wurden gemäss den drei genannten Faktoren (osmotischer Wert; Na- oder Cl-Gehalt) eingereiht.

Es stellte sich heraus, dass Änderungen im osmotischen Wert nicht immer Wachstumsänderungen zur Folge hatten, während umgekehrt bisweilen die Entwicklung bei einem gleichbleibenden osmotischen Wert sich stark änderte. So stieg z.B. in der Na_2SO_4-Reihe der osmotische Wert von 5 auf 16 atm., wobei die Entwicklung sich jedoch nicht änderte. Auch die $NaNO_3$-Reihe weist im Anfang eine unveränderliche Entwicklung auf, während bei steigender Konzentration auch der osmotische Druck ansteigt. In den Gemischen von NaCl + Na_2SO_4 ändert sich der osmotische Wert nur wenig; die Entwicklung jedoch weist starke Schwankungen auf. Letzteres

ist auch der Fall in den Gemischen, welche sich aus NaCl und $NaNO_3$, sowie aus NaCl und KCl zusammensetzen.

Auch eine Einreihung nach dem Na-Gehalt führt zu ähnlichen Widersprüchen: in diesem Falle hätte dieser Gehalt einen grossen Einfluss, in jenem jedoch durchaus nicht. So bleibt z.B. in der Sulfat-Reihe die Entwicklung trotz der verhältnismässig starken Zunahme des Na gleich. Auch in der $NaNO_3$-Reihe erfährt die Entwicklung anfangs keine Änderung. In anderen Fällen dagegen hat die Änderung des Na-Gehaltes offenbar einen starken Einfluss, wie z.B. in der NaCl-Reihe, in den Gemischen Na_2SO_4 + NaCl u.a. Die beiden genannten Faktoren (osm. Druck und Na-Gehalt) haben also manchmal einen starken Einfluss auf die Entwicklung; manchmal üben sie jedoch keinen Einfluss aus. Diese Widersprüche werden behoben, wenn wir die Versuchsergebnisse nach dem Cl-Gehalt der Lösung einreihen. Dann stellt sich heraus, dass in allen Lösungen die Entwicklung bei steigender Konzentration des Chlors zunimmt, bis die Konzentration den Wert 4/12 Mol (M)Cl erreicht hat (hierin bedeutet (M) ein beliebiges Kation). Über diese Konzentration hinaus nimmt das Wachstum in allen Lösungen wieder ab. (Nur das $CaCl_2$ zeigt, wie schon erwähnt wurde, eine Ausnahme, wahrscheinlich durch das Vorherrschen der giftigen Wirkung des Ca). Das Cl fördert also das Wachstum bis zu der genannten Konzentration, um bei Steigerung derselben ein hemmender Faktor zu werden.

Für das Wachstum ist es jedoch nicht gleichgültig, an welches Kation das Cl gebunden ist. Aus den Wachstumskurven geht klar hervor, dass die Form der Kurve durch den Cl-Gehalt, die Lage aber durch das Kation bestimmt wird. Die Ersetzung des Na durch das K setzt das Wachstum in allen Konzentrationen herab. (Jedoch besteht die Möglichkeit, dass in höherer Konzentration, d.h. 8/12 Mol, eine teilweise Ersetzung des Na durch K dennoch eine günstige Wirkung hat (s. § 5_2).

Wenn Ca das Kation ist, herrscht dessen schädliche Wirkung vor, wenn es gesondert vorkommt; die Versuche mit Gemischen ergeben, dass es das Na nicht vollständig ersetzen kann.

Das Mg-Ion dagegen ist in den niedrigen Konzentrationen völlig imstande, das Na-Ion zu ersetzen. In 1/12 Mol Konzentration ergibt dieses Ion sogar eine etwas bessere Entwicklung als das NaCl (Na-Ion). Das Anion Cl kann in der niedrigsten Konzentration durch NO_3 ersetzt werden: die Entwicklung in der 1/12 Mol $NaNO_3$-Lösung ist nämlich der in einer äquimolaren NaCl-Lösung gleich. Auch in den Gemischen zeigt sich die Entwicklung besser

als mit dem Cl-Gehalt übereinstimmen würde; das Gemisch $Cl + NO_3$ ist also bei gleicher Konzentration wie im Gemisch bis zu einem gewissen Grade besser als eine nur Cl enthaltende Lösung. Dementsprechend wird die Lage der Wachstumskurve gehoben.

Das SO_4-Ion weist ein ähnliches Verhalten auf: auch hier sind die Gemische günstiger für die Pflanze als die nur NaCl-enthaltenden Lösungen mit gleicher Konzentration als die der Gemische. Auch in diesem Falle wird die Form der Kurve durch den Cl-Gehalt bestimmt, die Lage jedoch im Vergleich zu der einer nur NaCl enthaltenden Lösung gehoben. In den nur Na_2SO_4 enthaltenden Lösungen ist die Entwicklung immer besser als in einer salzfreien Lösung, erreicht jedoch nie die Entwicklung in einer NaCl-Lösung.

Schlussfolgerung.

Die Entwicklung von Salicornia wird vom Cl-Gehalt der Lösung beherrscht. Das Cl fördert bis zu einer gewissen Konzentration (4/12 Mol) die Entwicklung; über diese Konzentration hinaus wirkt es jedoch hemmend. Die günstige Entwicklung zeigt sich, wenn Na das Kation ist; jede Ersetzung dieses Ions ergibt ein geringeres Wachstum. (In niedrigen Konzentrationen hat jedoch das Mg dieselbe Wirkung als das Na). In niedrigen Konzentrationen kann das Cl-Ion auch durch das NO_3-Ion ersetzt werden.

§ 7. *Die optimale Salzkonzentration in Bezug auf deren Konzentration an den natürlichen Standsorten.*

Aus den beschriebenen Versuchen geht hervor, dass das Optimum von Salicornia bei 2 proz. NaCl-Gehalt (oder auch beim 2 proz. Meereswasser) liegt. Diese Konzentration wurde schon von mir bei früheren Kulturversuchen gefunden (v. Eijk 1934). Keller jedoch fand aus seinen Versuchen etwa 1% als optimale Konzentration.

Das Studium der Halophyten an deren natürlichen Standorten ergibt aber, dass Salicornia immer an den salzhaltigsten Stellen, wo die Konzentration meistens höher als 2% ist, vorkommt; an den Stellen mit 2% Salzkonzentration werden andere Halophyten gefunden. Demnach würde Salicornia unter sub-optimalen Verhältnissen in der Natur vorkommen, wie dies auch bei anderen Halophyten der Fall ist, wie z.B. bei denjenigen, die nach dem Ergebnis von Kulturversuchen ihr Optimum auf einem glykischen oder auf einem eine nur geringe NaCl-Menge enthaltenden Boden zeigen (Aster u.a.).

Diese Erscheinung wird oft durch die „Verbannungshypothese" erklärt. Letztere besagt, dass viele (oder alle) Halophyten von den

Standorten, an denen ihre Entwicklung eine optimale sein würde, von anderen Halophyten nach suboptimalen Standorten verbannt werden, wobei die anderen Halophyten ihrerseits auch von ihren optimalen Standorten vertrieben wurden. Also würde die Konkurrenz eine Verschiebung nach der höheren Konzentration hin herbeizuführen.

Der erwähnten Hypothese gegenüber stellt Montfort (1927) die Hypothese der direkten ökologischen Salzwirkungen.

Beide Hypothesen werden wohl ihre Bedeutung für die Verbreitung der Halophyten haben. Man muss hierbei jedoch nicht vergessen, dass neben dem Salzfaktor, auch noch andere ökologisch wirksame Faktoren eine Rolle auf dem halischen Boden spielen, ebenso wie dies auf anderen Böden der Fall ist. Den Arbeiten Feekes (1934) entnehme ich z.B. die Beobachtung, dass Salicornia-Keimlinge nur einen geringen Widerstand gegen Bodenaustrocknung zeigen. In den Kulturversuchen wird die optimale Salzkonzentration durch die Entwicklung, die die Pflanze in den verschiedenen Salzkonzentrationen zeigt, bestimmt. Es ist hierbei jedoch nicht ausgeschlossen, dass für diese Konzentration andere ökologisch wichtige Faktoren nicht ein Optimum erzeugen würden; hieraus liesse sich möglicherweise der Unterschied, der zwischen der Konzentration, auf der die Pflanze vorkommt, und die optimale aus den Kulturversuchen hervorgehende Konzentration, erklären.

Nur ausgedehnte Versuche werden entscheiden können, ob bei der gefundenen optimalen Konzentration auch alle ökologisch wichtigen Faktoren optimal sind oder ob die Halophyten an ihren natürlichen Standorten unter suboptimalen Verhältnissen, durch die Konkurrenz mit anderen Halophyten dazu gezwungen, leben.

Auch möchte ich noch auf die folgende Erscheinung, die vielleicht mit den vorangehenden in Beziehung steht, aufmerksam machen. In den Kulturversuchen wurde als optimale Konzentration 2% NaCl festgestellt; bei dieser Konzentration war die Entwicklung die beste und war die Zahl der überlebenden Pflanzen am grössten. In den höheren Konzentrationen gelangten weniger Pflanzen zu einer guten Entwicklung; die Lebensfähigkeit nimmt also ab. Jedoch ist es auffällig, dass im letzten Falle dennoch eine Anzahl Pflanzen vorkommen, die eine sehr gute Entwicklung zeigen. Auch bei Wasserkulturen trat eine ähnliche Erscheinung auf: während auch hier die meisten Pflanzen bei den Konzentrationen 1,6—2,4% NaCl eine optimale Entwicklung zeigen, gibt es bei den höheren Konzentrationen dennoch einige Pflanzen, deren Entwicklung eine fast ebenso gute ist. Dies lässt sich aus der Tafel XII, Abb. 3 gut ersehen: Die obere Reihe zeigt den allgemeinen Verlauf der Ent-

wicklung bei Konzentrationssteigerungen (von 0 bis 4%, mit je 0,8% ansteigend); die untere Reihe zeigt jedoch, dass auch in den höheren Konzentrationen (über 2,4%) eine gute Entwicklung möglich ist, sei es auch bei einer geringeren Anzahl Individuen.

Auch bei den anderen Salzlösungen ist auffällig, dass es immer Individuen gibt, die am Leben bleiben und sogar ein gutes Wachstum aufweisen in Lösungen, in denen die meisten nicht mehr leben können oder ein dürftiges Wachstum zeigen.

Bei einem homogenen Versuchsmaterial (homogen insofern, dass der Samen von Pflanzen derselben Standorte herrührt und auch nur ein bestimmter Typus gewählt wurde) lassen sich also gewisse Variationen beobachten. (Salicornia herbacea weist nämlich einige Typen bzw. Unterarten auf; die von mir in meinen Versuchen benutzten Pflanzen gehören dem Subspecies Salicornia herbacea stricta an).

Inwiefern die Wachstums- und Entwicklungsvariationen auf individuellen Variationen beruhen, oder aber ob man unterschiedene ökologische Typen mit verschiedenen physiologischen Optima an-

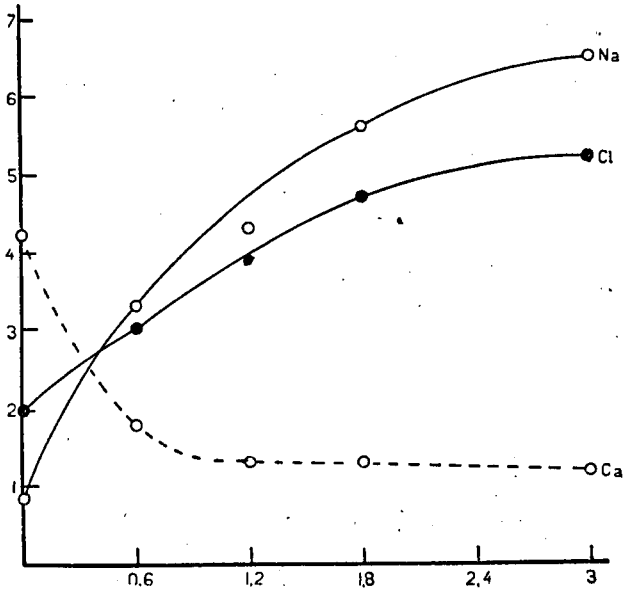


Fig. 5. Graphische Darstellung der Na-, Ca- und Cl-Mengen pro 1 gr Trockensubstanz von Salicornia bei verschiedenem NaCl-Gehalt in der Nährlösung.
Abszisse: die NaCl-Konzentration in der Nährlösung in %.
Ordinate: die Na-, Ca- und Cl-Menge in Milligrammionen.
Die Ca-Mengen sind 10 mal vergrössert dargestellt.

nehmen müsste, werden weitere Untersuchungen entscheiden müssen.

§ 8. *Aschenanalyse.*

Schon im Jahre 1934 habe ich Wasserkulturen mit Salicornia durchgeführt und fand auch damals, dass die Konzentration des NaCl einen grossen Einfluss auf die Entwicklung ausübt. Bei diesen Versuchen wurde dann der Einfluss, den die Konzentration der Aussenflüssigkeit auf die Aschenzusammensetzung der Pflanzen ausübt, erforscht.

Der Na-, Cl- und Ca-Gehalt der Pflanzen wurde quantitativ bestimmt. Auffällig ist der hohe NaCl-Gehalt der auf einer Nährlösung ohne Hinzufügung von NaCl gewachsenen Pflanze.

Aus diesen Analysen ergibt sich weiter, dass die Konzentration des NaCl in dessen Lösung einen starken Einfluss auf den Ca-Gehalt ausübt. Während nämlich der Na- und der Cl-Gehalt regelmässig mit der Erhöhung der Konzentration der Aussenflüssigkeit zunehmen (das Na und das Cl sind in nicht völlig gleichwertigen Mengen in den Pflanzen vorhanden), nimmt der Ca-Gehalt dahingegen ab (s. Fig. 5).

Obschon ich nicht gleich behaupten möchte, dass diese Abnahme des Ca-Gehaltes der die Entwicklung bestimmende Faktor wäre, geht doch aus diesen Versuchen hervor, dass das NaCl im Boden die Aufnahme anderer Ionen beeinflussen kann. Dass dies für die Pflanzen von grosser Bedeutung sein könnte, ist wohl klar.

KAPITEL III.

DER SUKKULENTE BAU BEI HALOPHYTEN.

§ 9. *Einleitung.*

Aus vergleichenden morphologisch-anatomischen Untersuchungen bei Halophyten, welche von natürlichen Standorten herrühren, aber vor allem aus ähnlichen Versuchen bei Salzpflanzen, die auf verschiedenen Salzkonzentrationen gezüchtet wurden, geht hervor, dass das NaCl den Bau dieser Pflanzen stark beeinflusst (grössere Zusammenfassungen bei Schimper und Chermezon). (Ein derartiger Einfluss bei Nicht-Salzpflanzen wird hier nicht weiter verfolgt).

Eine sehr typische Baueigentümlichkeit der auf Salzboden wachsenden Pflanzen ist deren Sukkulenz. Darunter versteht man eine relativ grössere Dicke der Blätter oder Stengelteile.

Das Mass der Sukkulenz, der Sukkulenzgrad, wird meistens durch den Quotienten Totalwassergehalt/Oberfläche ausgedrückt. Zu einer hohen Sukku-

lenz gesellt sich eine geringe Oberflächenentwicklung. Diese wird meistens durch den Quotienten Oberfläche/Volumen gegeben; hierbei wird gewöhnlich für das Volumen das Frischgewicht eingesetzt.

Das häufige Vorkommen dieses Baues bei Pflanzen, die auf halischem Boden wachsen, macht es schon wahrscheinlich, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Salz und dem sukkulenten Bau besteht.

Aus der Vergleich halophytischer und glykyphytischer gleichartiger Varietäten oder Standortformen führt zu dem Schluss, dass erstere einen stärkeren Trieb zur Sukkulenz als letztere haben. (Lesage, Chermezon u.a.).

Diese Versuche beweisen nicht, dass die genannte Erscheinung durch den Salzfaktor und nicht durch andere Standortfaktoren verursacht wurde. Die Beweise, dass die Sukkulenz nur eine Folge des Salzfaktors sein würde, wurden durch Kulturversuche erbracht. (Batalin 1884, Schimper, Holtermann 1910, Lesage 1910, Keller 1925, Bickenbach 1931, Schratz 1936, v. Eijk 1934).

Auf weitere morphologisch-anatomische Wirkung des Salzes wird hier nicht eingegangen; hierfür verweise ich auf oben erwähnte Forscher, besonders auf Chermezon 1910.

Die Sukkulenz ist jedoch keine unvermeidliche Folge des Salzes im Boden. Es gibt zahlreiche Halophyten, von denen angegeben wird, dass sie an ihren halischen Standorten keine oder nur sehr geringe Sukkulenz zeigen. Welchem Umstande dies zugeschrieben werden muss, ist im algemeinen nicht zu sagen. An erster Stelle muss bemerkt werden, dass die Halophyten, die mittels gewisser Drüsen Salz ausscheiden können, eine geringere Neigung zu obigem Bau zeigen. Dennoch enthalten Letztere Salze in hoher Konzentration (abhängig von der Bodenkonzentration; s. Ruhland 1915); auf diese Weise kann nur eine Steigerung des absoluten Wertes entgegengewirkt werden. Ob dies den nicht-sukkulenten Bau erklärt, ist noch nicht bewiesen worden.

Aus genannten Kulturversuchen hat sich herausgestellt, dass die NaCl-Menge im Boden, aber besonders in der Pflanze, den Bau der Pflanze stark beeinflusst.

Auf die Wahrscheinlichkeit, dass jedoch auch die quantitative Zusammensetzung der Salze in der Pflanze für die Sukkulenz von Bedeutung sein kann und dass sich hierdurch der nicht-sukkulente Bau einer Anzahl Halophyten auf halischem Boden erklären lässt, weist Walter (1937) hin.

Aus einer Analyse geht nämlich hervor, dass bei einer Anzahl untersuchter Halophyten das Verhältnis Cl/SO_4 nicht immer konstant ist, aber dass gerade die *nicht-sukkulenten* Arten sich durch einen verhältnismässig hohen *Sulfat*gehalt, die *sukkulenten* Arten dahingegen durch einen verhältnismässig hohen *Chlorid*gehalt auszeichnen.

Auch die Cl- und SO_4-Bestimmungen von Keller (1929) und von Zellner (1926, 1930) scheinen Walters Auffassungen zu bestätigen.

Bei allen diesen Untersuchungen ist von den übrigen Ionen weiter nichts bekannt.

Inwiefern das Verhältnis Cl/SO_4 in der Pflanze für die Sukkulenz oder Nicht-Sukkulenz verantwortlich gemacht werden kann, und ob sich hieraus alle Fälle der Nicht-Sukkulenz auf halischem Boden erklären lassen, wird noch weiter untersucht werden müssen. Nur zu wenig vollständige Aschenanalysen der beiden Halophytenarten sind bekannt um feststellen zu können, welche Ionen oder welches Ionenverhältnis eventuell entscheidend ist.

Ausser von einem Einfluss des NaCl auf die Sukkulenz ist von dem Einfluss anderer Ionen auf diese Erscheinung wenig bekannt. Kulturversuche,

bei denen diese Erscheinung bei einem bestimmten Halophyt untersucht wurde, sind wenig angestellt worden.

Batalin (1886) fand, dass Salicornia, mit einer $MgSO_4$-Lösung begossen, keine Sukkulenz zeigte.

Weiter hat nur Keller (1925) noch Versuche über den morphogenen Einfluss anderer Salze neben NaCl bei Salicornia angestellt. Er hat den Einfluss verschiedener Konzentrationen NaCl bestimmt und diese mit einigen äquimolaren Lösungen anderer Salze, nämlich mit drei Lösungen von KCl und weiter noch einer Lösung von Na_2SO_4 und K_2SO_4, verglichen (äquimol. 0,8% NaCl). Die Sukkulenz ist jedesmal von nur einer Pflanze bestimmt worden; hierzu wurde dann ein typisches Exemplar gewählt. Aus diesem Versuch schliesst Keller, dass das Na-Ion die Sukkulenz in höherem Masse als das K-Ion beeinflusst (wenigstens in höheren Konzentrationen), und dass das Cl-Ion einen grösseren Einfluss als das SO_4-Ion hat.

Im Vergleich zu Pflanzen auf NaCl-freiem Boden weisen die Pflanzen in den Sulfatlösungen einen verhältnismässig starken sukkulenten Bau auf. Aus diesen Versuchen hat z.B. Stocker (1928) gefolgert, dass die morphogene Wirkung der Ionen durch ihren Platz in der lyotropen Anionen- und Kationenreihe bestimmt wird.

Es muss noch bemerkt werden, dass aus Batalins Versuch nicht hervorgeht, ob das Mg-Ion oder das SO_4-Ion das genannte Resultat ergibt (Stocker nimmt an, dass dies durch das Mg-Ion verursacht wird), so dass nur die Versuche Kellers obige Annahme stützen. Auf diesen Versuchen beruht auch die Theorie Walters (1926) über die Entstehung der Sukkulenz.

Seiner Ansicht nach wirkt ein hoher osmotischer Wert in der Zelle entquellend auf das Plasma, wenn dieser durch Nicht-Elektrolyten verursacht wird. Dies hat einen xeromorphen Bau der Pflanze zur Folge.

Wenn jedoch der hohe osmotische Wert durch eine starke Salzaufnahme verursacht wird, dann wird diese entquellende Wirkung des hohen osmotischen Wertes von der quellenden Wirkung der Ionen übertroffen. Das Plasma befindet sich dann in stark gequollenem Zustande, was den sukkulenten Bau der Pflanze, in casu des Halophyts, zur Folge hat. Beweise hierfür erblickt Walter in der Tatsache, dass der Einfluss der Ionen auf die Sukkulenz durch ihren Platz in der lyotropen Reihe bestimmt wird.

§ 10. *Sukkulenzgradbestimmungen.*

Von einer Anzahl Pflanzen, auf den verschiedenen Salzlösungen und Salzgemengen gewachsen (s. S. 566), wurde der Sukkulenzgrad bestimmt. Hierzu wurde der übliche Quotient Wassergehalt/Fläche genommen. Die Bestimmung der Oberfläche wurde auf Seite 594 angegeben. Der Wassergehalt lässt sich aus dem Frisch- und Trockengewicht bestimmen.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle I angeführt.

1. *Einfluss des NaCl auf die Sukkulenz von Salicornia.*

Aus den Bestimmungen geht deutlich ein Einfluss des NaCl auf den sukkulenten Bau hervor; dieser nimmt regelmässig mit der Konzentration bis 4/12 Mol zu. Zwar kommen in 8/12 Mol einige sehr hohe Werte vor, jedoch der Mittelwert ist nicht höher als bei

TABELLE 1

Sukkulenzgrad $\left(\frac{\text{Totalwassergehalt}}{\text{Oberfläche}}\right)$ bei Salicornia, gezüchtet in den angegebenen Salzlösungen und Gemischen von NaCl mit den angegebenen Salzen.

Konz. in mol	NaCl	KCl	$CaCl_2$	$MgCl_2$	$NaNO_3$	Na_2SO_4
0/0	33 ± 1	33 ± 1	33 ± 1	33 ± 1	33 ± 1	33 ± 1
1/12	36 ± 1,5	39 ± 1,2	40 ± 1	41 ± 1,4	36 ± 1,8	36 ± 0,9
2/12	39 ± 2,1	39 ± 1,2	47 ± 3	42 ± 1,4	37 ± 1,7	
4/12	45 ± 1,2	42 ± 1		45 ± 2	34 ± 1,2	36 ± 0,3
6/12	43 ± 1,5	43 ± 1,1				
8/12	51 ± 4	42 ± 1				

Gemische	Verhältnis	NaCl/KCl	NaCl/$CaCl_2$	NaCl/$MgCl_2$	NaCl/$NaNO_3$	NaCl/Na_2SO_4
Konz. 4/12 mol	3 : 1	52 ± 5,3	47 ± 1,3	44 ± 2,3	43 ± 2	46 ± 2,2
	2 : 2	47 ± 4,2	46 ± 1,7			
	1 : 3	47 ± 2,8	42 ± 1,9	46 ± 1,5	48 ± 4,3	41 ± 1,7
Konz. 8/12 mol	6 : 2	46 ± 2,1				
	4 : 4	44 ± 2,6				

den niedrigeren Konzentrationen, erhebt sich wenigstens nicht über den mittleren Fehler.

2. *KCl.*

Bei diesem Salz ist auffällig, dass die Konzentration den Sukkulenzgrad überhaupt nicht beeinflusst. Dieser hat allerdings in Bezug auf den Sukkulenzgrad der Pflanzen die ohne NaCl gezüchtet worden sind, zugenommen, bleibt jedoch weiter konstant.

Gemenge von NaCl und KCl.

Die Zahl der Bestimmungen mit diesen Lösungen (Totalkonzentration 4/12 und 8/12 Mol) ist geringer und die Werte gehen mehr auseinander, was auch in einem hohen mittleren Fehler zum Ausdruck kommt. Sie weisen gegenseitig keine Unterschiede auf, auch nicht hinsichtlich der 4/12 bzw. 8/12 Mol NaCl- oder KCl-Lösungen, denen sie äquimolar sind.

3. *$CaCl_2$ und die Gemenge von NaCl und $CaCl_2$.*

Der höhere Wert bei den Lösungen mit einer Konzentration von 2/12 Mol in Bezug auf die niedrigste Konzentration ist nicht zuverlässig, denn er bleibt innerhalb der Fehlergrenze. Auch die Gemenge sind untereinander gleich und weisen auch keine Unterschiede mit der $CaCl_2$-Lösung oder mit den oben genannten Salzen auf.

4. *$MgCl_2$ und Gemenge von NaCl und $MgCl_2$.*

Auch hier hat die Konzentration dieses Salzes keinen Einfluss auf den Sukkulenzgrad. Alle Werte, sowie diejenigen bei den Gemengen, sind einander gleich und stimmen auch mit den bei den obenerwähnten Salzen gefundenen Werten überein.

5. *$NaNO_3$ und Gemenge von $NaNO_3$ und NaCl.*

Auch bei diesem Salz hat die Konzentration keinen Einfluss auf den Sukkulenzgrad, aber im Gegensatz zum Chloriden fällt auf, dass auch der Sukkulenzgrad nicht höher liegt als bei Pflanzen, die ohne Salz gezüchtet wurden, was wohl bei der erstgenannten immer der Fall ist.

Sobald jedoch die Lösung Cl enthält, nämlich in den Gemengen, nimmt der Sukkulenzgrad stark zu und ist weiter von der Menge dieses Ions unabhängig.

6. *Na_2SO_4 und Gemenge von Na_2SO_4 und NaCl.*

Hier zeigte sich kein Einfluss der Konzentration auf den sukkulenten Bau. Ebensowenig ergibt sich in dieser Hinsicht ein Unterschied in Bezug auf die Pflanzen, die salzlos gezüchtet wurden.

In den Gemengen zeigt sich wieder deutlich der Einfluss des Cl. Dieses Ion steigert dagegen den Sukkulenzgrad bis zum Wert bei den übrigen Gemengen und bei den Chloriden der verschiedenen Metalle.

§ 11. *Zusammenfassung und Diskussion.*

Obige Versuche bestätigen an erster Stelle die schon wiederholt festgestellte Tatsache, dass das NaCl bei vielen Pflanzen für deren sukkulenten Bau auf salzigem Boden verantwortlich ist. Aus systematischem Austausch des Na-Ions und des Cl-Ions lässt sich entscheiden, ob die genannte Wirkung durch das Kation oder das Anion verursacht wird, oder aber, ob der osmotische Wert der Salzlösung diese morphogene Wirkung hat.

Vergleichen wir den Einfluss der verschiedenen Kationen (Na, K, Ca, Mg) auf den Sukkulenzgrad, dann stellt sich heraus, dass sich kein Unterschied in der Wirkung feststellen lässt; diese ist bei allen Chloriden dieselbe. Nur das NaCl macht insofern eine Ausnahme, dass sich bei diesem Salz ein gewisser Einfluss der Konzentration auf die Sukkulenz nachweisen lässt.

Im Vergleich zu Pflanzen, die ohne Salz (mit Ausnahme der Nährsalze) gezüchtet sind, verursachen alle Chloride einen sukkulenten Bau. Bei den Pflanzenreihen, bei denen das Cl jedoch durch NO_3 oder SO_4 ersetzt wurde, sehen wir, dass keine Sukkulenz auf-

tritt: der Sukkulenzgrad ist dem der Pflanzen, die ohne Zusatz von Salzen gezüchtet wurden, gleich. Hieraus folgt, dass nicht das Na (und also nicht die anderen Kationen), sondern das Cl-Ion als Ursache des sukkulenten Baus in den Cl-Lösungen angesehen werden muss. Die Wirkung ist sehr spezifisch; der osmotische Wert der Lösungen hat, ebensowenig wie die absolute Menge, auf diese Wirkung einen Einfluss.

Hiermit stimmen die Resultate, die mit den Gemengen NaCl-$NaNO_3$ und NaCl-Na_2SO_4 erzielt wurden, überein. Sobald nur Cl-Ionen vorhanden sind, tritt, unabhängig von dem Verhältnis, wieder ein sukkulenter Bau auf. Die Pflanzen zeigen dann denselben Sukkulenzgrad wie diejenigen, die auf anderen, nur Cl enthaltenden Flüssigkeiten, gezüchtet wurden.

Das Ergebnis ist also folgendes:

a. der sukkulente Bau wird durch die spezifische Wirkung des Cl-Ions verursacht;
b. die Konzentration hat keinen Einfluss;
c. die Kationen üben keinen merkbaren Einfluss auf die Sukkulenz aus.

Obige Ergebnisse stimmen mit den in der Literatur erwähnten Ergebnissen nicht völlig überein.

Was die Versuchsergebnisse Batalins (1886) betrifft, nämlich das Ausbleiben eines sukkulenten Baus in einer $MgSO_4$-Lösung, ist es klar, dass dieses dem Fehlen des Cl-Ions zugeschrieben werden muss. Schlussfolgerungen betreffs der Wirkung des Mg-Ions sind, wie schon bemerkt, nicht berechtigt.

Im Vergleich zu den Ergebnissen Kellers liegen grössere Unterschiede vor. Wie schon mitgeteilt wurde, erhielt er seine Werte aus nur je einer Beobachtung eines dazu ausgewählten Exemplars. Überdies beruhen seine Folgerungen betreffs der verschiedenen Ionenwirkung auf höchstens zwei dieser Bestimmungen.

Die Ansicht, dass das SO_4-Ion schwächer als das Cl-Ion wirkt, wird durch meine Versuche insofern bestätigt, dass bei meinen Versuchen bei dem erstgenannten Ion überhaupt keine Sukkulenz auftrat, d.h. im Vergleich zu salzlosen Pflanzen. Dieses steht im Gegensatz zu den Versuchsergebnissen Kellers, bei dem sich in der SO_4-Lösung noch eine gewisse Sukkulenz zeigte, sei es denn auch in viel schwächerem Masse als in der Cl-Lösung. Möglicherweise lässt sich diese Erscheinung dadurch erklären, dass Cl als Verunreinigung im Boden oder in dem benutzten Wasser vorhanden war. Auch meine Pflanzen werden wohl NaCl enthalten, das aus dem nicht absolut NaCl-freien Boden aufgenommen wurde.

Auch die Theorie Walters (betreffs der Sukkulenz bei Halophyten) muss auf Grund obiger Versuche aufgegeben werden. Diese Theorie stützt sich auf der Annahme, dass die Wirkung der Ionen auf die Sukkulenz durch ihren Platz in der lyotropen Reihe bestimmt wird. Für die Begründung dieser Theorie lagen nur wenige Tatsachen vor, nämlich nur die Versuche Batalins und Kellers. Die Versuche des ersteren haben jedoch nur wenig Wert, da hieraus die Einzelwirkung der Ionen nicht hervorgeht. Aus den Versuchen des letzteren lässt sich nur schliessen, dass das Na stärker als das K wirkt, und das Cl stärker als das SO_4. Hierbei wäre jedoch vorauszusetzen, dass die Zahl der angestellten Versuche genüge um zu zuverlässigen Ergebnissen zu gelangen. Aus meinen Untersuchungen, bei denen mehrere Ionen aus den Reihen benutzt wurden und bei denen die Wirksamkeit der Ionen in mehreren Konzentrationen und jedesmal bei vielen Objekten bestimmt wurden, geht hervor, dass bei den Kationen von einer Wirkung in Übereinstimmung mit der lyotropen Reihe nicht die Rede ist.

Bei den Anionen besteht zwar der Gegensatz zwischen dem Cl-Ion und dem SO_4-Ion; sollte hier jedoch die lyotrope Reihe gelten, dann müsste die Sukkulenz in der NO_3-Lösung höher als in der Cl-Lösung sein, während sich dagegen herausstellt, dass diese der Sukkulenz der SO_4-Reihe gleich ist und wie diese überhaupt keinen sukkulenten Bau zur Folge hat.

Wie wir uns dann die spezifische Wirkung des Cl vorstellen müssen, ist noch völlig unbekannt. Möglicherweise ist die Wirkung des Cl ein direkte; die Möglichkeit besteht aber auch, dass das Cl die Zusammensetzung der Salze in der Pflanze abändert, wodurch der sukkulente Bau verursacht wird. Das Cl würde also einen indirekten Einfluss ausüben (selbstverständlich muss der gefundenen Wirkung der verschiedenen Ionen Rechnung getragen werden).

In diesem Zusammenhang muss noch auf eine Mitteilung von Weevers hingewiesen werden. In dieser wird u.a. auf die Bedeutung, die die Änderungen in dem Vegetationspunkt für den Bau der Pflanze haben kann, hingewiesen; demnach könnte der die Sukkulenz beeinflussende Faktor hier seinen Angriffspunkt haben.

Wenn z.B. die Zusammensetzung der Salze der bestimmende Faktor ist, dann ist die Zusammensetzung im Vegetationspunkt wichtiger als die in den übrigen Teilen der Pflanze. Eine genaue anatomische Untersuchung des Vegetationspunktes unter den verschiedenen den Sukkulenzgrad beeinflussenden Umständen könnte uns vielleicht über das Zustandekommen der Sukkulenz aufklären.

Auch würde uns dann die Wirkung der Faktoren, die die Sukkulenz beeinflussen, eventuell deutlich werden.

KAPITEL IV.

TRANSPIRATION.

§ 12. *Einleitung.*

Eine der Ursachen, dass man die Transpiration oft als eine der Kernfragen des Halophytenproblems betrachtet, ist eine historische, nämlich der Einfluss, den Schimpers Theorie auf frühere und gegenwärtige Untersucher hat.

Die Auffassungen Schimpers betreffs der Salzpflanzen werden alle durch folgende Beobachtung beherrscht:

„Bei einer von den Lebensbedingungen abstrahierenden, nur die habituellen Merkmale berücksichtigenden Betrachtung der Strandflora wird wohl jedem objektiven Beobachter das xerophile Gepräge derselben auffallen" (Schimper 1891, S. 12).

In dem anatomischen Bau kommt seiner Ansicht nach der xeromorphe Bau noch stärker zum Ausdruck. Durch diesen Bau ist es für ihn selbstverständlich, dass diese Pflanzen auch wenig transpirieren, wie unbegreiflich dies auch sein möge, da sie oft auf sehr nassem Boden vorkommen.

Aus den Versuchen von Sachs (1860) und Burgerstein (1876, '78 wurde schon gefunden, dass konzentrierte Lösungen einen hemmenden Einfluss auf die Wasserabgabe haben. Auch Pfeffer (1891) kommt zu derselben Schlussfolgerung: „... .dass eine zu hohe Concentration einer Lösung in jedem Falle die Transpiration herabdrückt, weil durch dieselbe, so gut wie durch einen relativ wasserarmen Boden, die Wasserversorgung der Pflanze erschwert wird.. (S. 151).

Dennoch glaubt Schimper (1891), auf Grund angestellter Versuche (nämlich durch Begiessen der Pflanzen mit einer NaCl-Lösung), dass eine hohe Salzkonzentration die Wasseraufnahme nicht hemmt weil die Pflanzen dieses Salz aufnehmen, und hierdurch ihren osmotischen Wert erhöhen. Demzufolge bleibt ihre Aufnahmefähigkeit für Wasser, genau wie bei niedrigeren Konzentrationen, erhalten.

Bei zwei Arten fand er jedoch eine Ausnahme. Diese zeigen in einer konzentrierten Lösung einen bleibenden Turgeszenzverlust während eines Monats) und gewinnen ihre Turgeszenz erst zurück, nachdem sie in ein glykisches Milieu zurückgeführt wurden. Sie zeigen also: „... .ein der Pfeffer schen Annahme, welche ja, wie wir gesehen haben, bei entsprechender Versuchsanstellung wohl allgemein auf kurze Zeit Gültigkeit hat, auch für die Dauer entsprechendes Verhalten".

„Für die grosse Mehrzahl der Fälle ist aber, nach unseren Versuchen, eine Gefahr solcher Art ausgeschlossen, und ich habe in der That auch bei grösster Hitze, in der Mittagssonne am Äquator, Symptome von Turgerzenzverlust nicht beobachtet" (Schimper 1891, S. 25).

Der Grund für die Einschränkung der Transpiration liegt seiner Ansicht nach denn auch auf einem anderen Gebiete. Obgleich die Halophyten eine

hohe NaCl-Konzentration in ihren Geweben aushalten können, ist Schimper der Meinung, dass diese jedoch nicht in unbeschränktem Masse gesteigert werden kann. Um dies zu vermeiden, ist Einschränkung der Transpiration notwendig. Er steht nämlich auf dem jetzt wohl überwundenen Standpunkt, dass gleichzeitig mit dem Transpirationswasser auch unvermeidlich Salz aufgenommen wird, so dass also bei einer niedrigeren Wasserabgabe auch weniger Salz in die Gewebe gelangt. Hierin erblickt er dann den Grund für den xeromorphen Bau der Salzpflanzen.

Im Jahre 1898 weicht Schimper in einigen Punkten sehr stark von seinen im Jahre 1891 vertretenen Auffassungen ab: Der halische Boden wird jetzt wohl als physiologisch trocken betrachtet; eine starke Salzlösung würde wohl die osmotische Wasseraufnahme hemmen. Diese Hemmung fängt seiner Ansicht nach schon bei einer Konzentration von 0,5% an und bei einer Konzentration über 3% findet überhaupt keine Wasseraufnahme mehr statt. Den Versuchen des Jahres 1891, denen zufolge er früher die physiologische Trockenheit der Salzböden ablehnte, misst er jetzt nur geringen Wert bei.

„Allerdings mag bei Pflanzen, welche in ihren Zellen hohe Salzconcentrationen unbeschädigt ertragen, durch die Aufnahme von Salzen aus dem Substrat eine gewisse Accomodation eintreten, welche es solchen Pflanzen ermöglicht, ihr Wasserbedürfnis aus Lösungen steigender Concentration zu decken. Die Bedeutung dieser Eigenschaft für die Ökologie der Pflanzen ist jedoch unter natürlichen Bedingungen geringer, als man es nach Laboratoriumsversuchen annehmen könnte, da die Salzconcentration im Boden starken Schwankungen ausgesetzt zu sein pflegt" (Schimper 1898, S. 96).

Aus sehr schwachen und nicht völlig klaren Gründen müssen die früheren Versuche mit ihren Ergebnissen seiner neueren Auffassung, d.h. der physiologischen Trockenheit des Salzbodens, weichen. Neben diesem Grunde für den xeromorphen Bau (und für die aus diesem abgeleitete Transpirationseinschränkung) bleibt auch noch der im Jahre 1891 angegebene Grund bestehen, d.h. dass eine zu hohe Konzentration auch für ein Halophyt schädlich würde.

„. . . Solchen schädlichen Wirkungen treten die Schutzmittel gegen Transpiration entgegen, indem sie die Zunahme der Concentration im Sonnenlicht verlangsamen" (Schimper 1898.).

Letzteres Argument hat jetzt nur noch wenig Bedeutung, weil sich zeigt, dass die Salzaufnahme und die Wasseraufnahme zwei getrennte und unabhängig von einander verlaufende Prozesse sind.

Ein quantitativer Zusammenhang zwischen beiden besteht nicht (s. z.B. Fortschritte der Biologie IV).

Die Frage, ob die Aufnahme von Nährsalzen so selektiv ist, dass ein etwaiger NaCl-Überschuss von der Pflanze nicht aufgenommen wird, ist hiermit noch nicht beantwortet. Steiner (1934) z.B. findet, dass die absolute NaCl-Menge mit dem Alter der Pflanze zunimmt.

Die Theorie der physiologischen Trockenheit der Salzböden, der Bau der Halophyten und die hieraus gefolgerte niedrige Transpiration wurden wiederholt untersucht, ohne dass jedoch diese Frage zu einer endgültigen Lösung gelangte.

Dass die Auffassungen Schimpers über den Bau der Halophyten verfehlt ist, folgt zwar aus den Untersuchungen von Chermezon, Contejean, Brick, Lesage, Warming, Kammerling, Holtermann u.a., obgleich es meines Erachtens nicht gut möglich ist zu bestimmen, welche Baueigentümlichkeit einen hemmenden Einfluss auf die Transpiration hat und bei welcher dies nicht der Fall ist. Den Auffassungen Schimpers zufolge ist nicht der Bau der Halophyten der

wesentliche Punkt, sondern die Tatsache, ob sie wirklich wenig transpirieren. Nur Transpirationsmessungen können dies beantworten.

Aus den Versuchen von Delf (1911) geht hervor, dass bei den von ihr untersuchten Halophyten die Verdunstung nicht geringer als bei dem Nicht-Halophyt Vicia Faba ist.

Auch v. Faber (1913, 1923) gelangt zu dem Schluss, dass die Mangroven nicht xeromorph gebaut sind und dementsprechend eine starke Verdunstung zeigen, während ein hoher osmotischer Wert des Zellsaftes den osmotischen Widerstand der Bodenlösung überwindet.

Die Folgerung, die Ruhland (1915) aus seinen Untersuchungen zieht, ist folgende: Bei den halophytischen Plumbaginaceen sind keine organische Anpassungen zur Einschränkung der Transpiration vorhanden; diese ist denn auch nicht gering. Dies ist seiner Meinung nach auch nicht nötig, da hier salzausscheidende Drüsen vorkommen, die das mit dem Transpirationswasser aufgenommene Salz wieder ausscheiden können. Dennoch besteht er auf der Auffassung, dass der Salzboden physiologisch trocken ist.

Auch Montfort (1922) erörtert ausführlich die Theorie der physiologischen Trockenheit und findet dass seine Versuche mit der Theorie Schimpers nicht in Übereinstimmung zu bringen sind.

Auch Stocker (1924, 1925) vergleicht die Verdunstung bei Salzpflanzen mit der bei glykischen Pflanzen und kommt zu der Schlussfolgerung, dass erstere an ihren Standorten nicht weniger als letztere transpirieren. Dies gilt für alle Einheiten (Fläche, Frisch- und Trockengewicht, Wurzelgewicht, u.ä.), auf die die Verdunstung sich bezieht. Der Boden ist nach seiner Ansicht nicht physiologisch trocken, da dem hohen osmotischen Wert des Salzbodens ein noch höherer osmotischer Wert des Zellsaftes der Salzpflanzen gegenübersteht, eine Auffassung, die auch schon von Fitting (1911) vertreten wurde.

In letzterer Zeit tritt jedoch die Auffassung Schimpers auf den Vordergrund, dass die Halophyten eine beschränkte Transpiration aufweisen, vor allem anlässlich Transpirationsversuche mit Halophyten, die in Lösungen mit verschiedenem Salzgehalt gezüchtet wurden (s. folgenden §). Viele halten dies für notwendig, da das Salz im Boden die Wasseraufnahme hemmt und der Boden also im Sinne Schimpers physiologisch trocken ist.

Aus Transpirationsversuchen auf den natürlichen Standorten zeigte sich Braun-Blanquet (1931), dass die untersuchten ausdauernden Halophyten (die keinen xeromorphen Bau zeigten) eine geringere Verdunstung als die xeromorph gebauten Dünenpflanzen haben. Hier liegt also wohl ein schroffer Gegensatz zwischen dem Bau der Pflanze und der Transpiration vor. Wegen ihres physiologischen Verhaltens muss man seiner Meinung nach diese Halophyten zu den Xerophyten rechnen und den Salzboden für diese Pflanzen als physiologisch trocken betrachten. Merkwürdig ist, dass die einjährigen Pflanzen eine höhere Wasserabgabe zeigten.

Auch Adriani (1934) gelangt bei einer Vergleichung mit Nicht-Halophyten zu dem Schluss, dass die Halophyten eine beschränkte Transpiration haben, und dass der Salzboden infolgedessen in gewissem Sinne als physiologisch trocken zu betrachten ist.

Schratz (1937) findet auch eine niedrige Transpiration bei Halophyten an ihren natürlichen Standorten.

Ob die Halophyten vom ökologisch-pflanzengeographischen Standpunkt betrachtet eine niedrige Transpiration im Vergleich zu den normalen glykischen Pflanzen haben, oder ob die Wasserabgabe an ihren Standorten trotz des Salzes einen normalen Wert hat, steht also noch nicht fest.

Die Frage einer Salzbeeinflussung der Transpiration.

Unabhängig von der Transpirationsintensität an den natürlichen Standorten kann die Frage erhoben werden, ob das Salz im Boden oder in der Pflanze die Transpiration beeinflusst. Hierzu tritt noch die Frage, wo das Salz in den Prozess der Wasseraufnahme und der Wasserabgabe eingreift, und in welcher Weise dies vor sich geht.

Aus Kulturversuchen fand Schimper schon, dass bei steigender Salzkonzentration im Milieu auch die Pflanze einen xeromorpheren Bau hat und also seiner Auffassung nach auch weniger transpiriert. Die Notwendigkeit einer gehemmten Transpiration und die Weise, wie diese zustande kommt, geht aus dem vorhergehenden deutlich hervor. Auch Holtermann (1910) findet aus Versuchen (meist mit Mangroven), dass die Wasserabgabe der auf glykischem Boden gezüchteten Pflanzen eine höhere ist, als wenn diese auf einem salzigen Boden wachsen. Seine diesbezügliche Auffassung geht aus folgendem Zitat hervor:

„Da jedoch die Wasseraufnahme nun eine leichtere ist, so sind unter den neuen Bedingungen die alten Schutzmittel gegen zu starke Verdunstung nicht mehr notwendig" (Holtermann 1910, S. 213).

Der Standpunkt Ruhlands, sich stützend auf Versuchen mit Statice, ist folgender: „. . . . Höherer Salzgehalt der Pflanze wirkt so, dass die Spaltöffnungen mehr zum Schliessen neigen als bei salzarmen Vergleichspflanzen. Dieses Verhalten der auf salzhaltigen Boden wachsenden und salzreicheren Individuen ist ganz direkt durch erschwerte Wasserversorgung bewirkt" (d.h. es tritt eine osmotische Hemmung auf).

Auch wenn die Stomata völlig geschlossen sind, ist eine geringere Wasserabgabe bei den salzreichen Pflanzen bemerkbar und würde dann nach seiner Auffassung schlechthin durch den geringeren Dampfdruck der salzreicheren Zellsäfte bedingt sein.

Die Tatsache, dass das KCl stärker als das NaCl wirkt, lässt sich mit dieser Auffassung nicht im Einklang bringen. Von vornherein lässt sich nicht einsehen, warum das KCl in höherem Masse als das NaCl die Wasseraufnahme osmotisch hemmen würde.

Keller (1925) findet auch bei seinen bekannten Versuchen mit Salicornia, dass diese, wenn sie in einer höheren Salzkonzentration gezüchtet wurde, weniger verdunstet als wenn sie in einer niedrigeren Konzentration gewachsen ist. Im ersteren Falle nimmt sie in absolutem Sinne wenig Wasser auf, kann jedoch ihre Stomata (für CO_2-Absorption) geöffnet halten, da die Pflanzen klein bleiben und sukkulent sind.

Benecke (1930) steht auf dem Standpunkt der physiologischen Trockenheit des Salzbodens. In seinen Versuchen stellt sich heraus, dass die Pflanzen, gezüchtet in einer höheren Salzkonzentration, weniger transpirieren; dies würde eine Folge davon sein, dass sie einen stärkeren Trieb zum Schliessen ihrer Stomata haben. Nach seiner Ansicht ist dies eine „Gegenreaktion auf die Erschwerung der Wasseraufnahme durch den Salzgehalt der Bodenlösung".

Einen hemmenden Einfluss des NaCl auf die Transpiration findet auch Bickenbach (1931) bei Aster Tripolium und einigen Strand- und Dünengräsern. Dieser Einfluss ist eine Folge grösserer Transpirationswiderstände im Sinne Seybolds bei den Pflanzen des Salzbodens; diese kommen im Bau des Blattes, sowie in der Form, der Grösse und der Zahl der Stomata zum Ausdruck.

Schratz (1935) gibt einige wertvolle Tatsachen über die Wirkung des NaCl auf einige physiologische Prozesse. Seine Schlussfolgerungen und seine

theoretische Betrachtung des Halophytenproblems sind jedoch sehr anfechtbar. Er geht von der unbewiesenen Annahme aus, dass das Salz im Boden die Wasseraufnahme hemmt und erblickt darum im Wasserhaushalt die Kernfrage des Halophytenproblems: „. . . Denn dass die Wasserversorgung bei den meisten Halophyten wenigstens zeitweise eine erschwerte ist, bzw. nur Pflanzen mit besonderen Anpassungen gelingt, ist ohne weiteres festzustellen" (S. 85).

Die Wirkung des NaCl wird von ihm von diesem Standpunkt aus beurteilt. Aus seinen Versuchen geht hervor, dass bei Aster und Plantago die Transpiration eine niedrigere ist, wenn der osmotische Wert ein höherer ist (Schratz arbeitet in diesem Falle mit einer konzentrierten Nährlösung von Shive). Wenn er diese Salze durch NaCl teilweise ersetzt (der osmotische Wert bleibt also gleich), dann zeigt sich, dass durch das NaCl die Transpiration stärker vermindert wird als dem osmotischen Wert derselben entspricht. Diese spezifisch hemmende Wirkung des NaCl hat seiner Ansicht nach für das Halophytenproblem grosse Bedeutung, da gerade dieses Salz in halischen Böden vorkommt und also in hohem Masse die gehemmte Wasseraufnahme auf halischen Böden ausgleicht. Wodurch diese Einschränkung zustande kommt, führt er nich weiter aus. Aus der hohen Oberflächentranspiration, die Plantago Coronopus aufweist, wenn diese Pflanze ohne NaCl gezüchtet wird, d.h. in Bezug auf nahe verwandte glykische Arten (gleich wie Ruhland dies bei Statice Arten fand) folgert er, dass die Halophyten nicht durch eine besondere Struktur ihrer Oberfläche die Transpiration einschränken. Auch würde dies für die Halophyten ein günstigerUmstand sein, da hierdurch bei vorherrschender niedriger Salzkonzentration ihres Milieus eine sehr lebhafte Wasserdurchströmung stattfinden würde, was Schratz als einen Vorteil betrachtet. Worin dieser Vorteil bestehen sollte, ist nicht klar. Auch ist es sehr unwahrscheinlich, dass man die Trranspirationsintensität einer auf glykischem Boden gezüchteten Pflanze einer auf halischem Bodem gewachsenen Pflanze gleichsetzen darf, wenn letztere zeitweilig auf einem weniger salzhaltigen Boden steht, weil z.B. durch Regenfälle die Konzentration abgenommen hat.

Auch die Versuche Adrianis (1934) zeigen mehr oder weniger deutlich, dass Obione und Salicornia bei der höchsten Konzentration des Meerwassers eine niedrigere Transpiration aufweisen. Seiner Meinung nach muss deren Ursache der physiologischen Trockenheit des Salzbodens zugeschrieben werden.

Die Resultate aller Forscher stimmen darin überein, dass bei zunehmender Salzkonzentration in dem Substrat die Transpiration abnimmt. Über die Frage, ob auch an den natürlichen Standorten die Hemmung so gross ist, dass die Transpiration der Halophyten im allgemeinen als niedrig zu betrachten ist, gehen die Ansichten auseinander.

Viele Forscher bringen, wie schon erwähnt, die eingeschränkte Transpiration in direktem Zusammenhang mit einer angenommenen hemmenden Wirkung des Salzes auf die Wasseraufnahme, halten also mit Schimper (1898) den Salzboden für physiologisch trocken. Der osmotischen Wasseraufnahme wird nämlich durch den hohen osmotischen Wert der Salzlösung entgegengewirkt und zwar derartig, dass hieraus eine beschränkte Wasseraufnahme, die also eine beschränkte Wasserabgabe bedingt, folgt. Gegen diese Annahme ist mit Recht angeführt worden, dass die Halophyten auf derartigen Böden ihren osmotischen Wert (durch Salzaufnahme) steigern, und auf diese Weise eine osmotische Wasseraufnahme möglich bleiben würde. Fitting (1911), Stocker 1928 (Für osmotische Werte s. auch Hill, Gessner, Bicken-

bach, Walter und Steiner). Es ist von vornherein nicht einzusehen, dass, falls der osmotische Mehrwert in den Zellen derselbe bleibt (oder falls noch ein genügender Mehrwert vorhanden ist), die Wasseraufnahme aus einer höheren Salzkonzentration eine geringere sein müsste.

Nur in dem Falle, dass die Konzentration in der Zelle einen Höchstwert erreicht (s. Steiner 1935), kann man sich vorstellen, dass bei weiterer Zunahme der Konzentration in der Aussenflüssigkeit die osmotische Wasseraufnahme gehemmt wird. Dass dies aber schon bei den niedrigen Konzentrationen, mit denen die Versuche meistens durchgeführt wurden und bei denen sich schon ein Einfluss auf die Transpiration zeigt, stattfinden würde, ist sehr zweifelhaft.

Eine zweite Möglichkeit, nämlich dass die Salze auf die Wasseraufnahme eine spezifisch hemmende Wirkung ausüben würden, und nicht auf osmotischem Wege ihren Einfluss geltend machen, ist nie einer Diskussion unterzogen worden. Letzteres ist nicht logisch, denn aus dem spezifisch hemmenden Einfluss der Salze auf die Transpiration (Schimper, Ruhland, Schratz) folgt, dass, nach der Theorie der physiologische Trockenheit der Salzböden, auch die Wasseraufnahme eine spezifische Hemmung erfahren würde.

Bei all diesen Betrachtungen wurde immer die gehemmte *Wasseraufnahme* als die primäre Ursache der beschränkten Wasserabgabe angenommen. Die Art und Weise, wie diese notwendige Transpirationseinschränkung in den Salzlösungen zustande kommt, weicht bei den verschiedenen Forschern, (im Bau, in der Stoma-Regulierung u.ä.) voneinander ab. Beweise, dass wirklich die Wasseraufnahmekapazität der Wurzeln in einer konzentrierten Salzlösung eine niedrigere als in einer weniger konzentrierten Lösung sein würde, und diese dann der einschränkende Faktor für die Wasserabgabe wäre werden jedoch nicht erbracht. Die aus den Versuchen gefundene niedrigere Wasserabgabe allein genügt nicht, zu einer Schlussfolgerung zu gelangen.

Man kann sich auch sehr gut denken, dass die niedrigere Transpiration bei den höheren Konzentrationen nicht notwendig ist, sondern dass diese eine Folge sekundärer Änderungen im Transpirationssystem sein könnte.

Dass das Salz den morphologischen Bau beeinflusst, ist schon lange bekannt; den Veränderungen der Pflanze durch das NaCl wurde oft die Bedeutung einer Transpirationsverminderung zugesprochen, wobei dann, wie erwähnt, diese Veränderungen meistens als eine Notwendigkeit betrachtet werden.

In den folgenden Versuchen wurde danach gestrebt, die Wirkung des NaCl auf die Transpiration genauer zu analysieren.

§ 13. *Methode der Transpirationsbestimmungen.*

Die Transpiration wurde nach der üblichen Methode, d.h nach der Methode der kurzfristigen Wägungen mit abgeschnittenen Pflanzen, bestimmt. Die Transpirationsdauer betrug 2 Minuten; bei jeder Pflanze wurde die Wasserabgabe zweimal nacheinander bestimmt. Für die Wägungen wurde eine analytische Wage mit Luftdämpfung, mit der die Wägungen schnell ausgeführt werden konnten, benutzt. Ein Helfer brachte die Pflanzen zur Wage; hierdurch war es möglich mit zwei Pflanzen zugleich zu arbeiten.

Die Evaporation wurde aus dem Gewichtsverlust eines runden, feuchten, weissen Filtrierpapiers mit 5,5 cm Durchmesser bestimmt.

Der Zweck dieser Versuche ist, den Einfluss verschiedener Konzentrationen eines Salzes, sowie auch den Einfluss gleicher Konzentrationen verschiedener

Salze auf die Transpiration, zu untersuchen. Dieser Einfluss wäre am besten zu bestimmen, wenn man die Versuche unter fortwährend gleichbleibenden Bedingungen anstellen würde; alle gefundenen Werte liessen sich dann unmittelbar miteinander vergleichen. Leider stand mir jedoch nicht ein Raum zur Verfügung, der den genannten Anforderungen genügte und in dem die Beleuchtung überdies hinreichend war die Stomata von Salicornia offen zu halten.

Die Versuche wurden daher bei Tageslicht im Garten des Laboratoriums zwischen 10 und 16 Uhr angestellt. Hierdurch sind die ausseren Bedingungen nicht immer dieselben, so dass sich nur die Versuche, die gleichzeitig ausgeführt wurden, vergleichen lassen.

Die Versuchsergebnisse werden durch Tageskurven veranschaulicht und aus deren gegenseitiger Lage lassen sich Schlussfolgerungen hinsichtlich eines etwaigen Einflusses der verschiedenen Salze auf die Transpiration der auf diesen Lösungen gezüchteten Pflanzen ziehen.

Hierzu sei bemerkt, dass die Transpirationskurve aus einer beschränkten Anzahl Beobachtungen, die bei verschiedenen Individuen gemacht wurden, hervorgeht.

In den Figuren wurden diese Punkte behufs der Erleichterung eines gegenseitigen Vergleichs durch Linien miteinander verbunden. Diese Linien geben also nicht den Transpirationsverlauf zwischen den Beobachtungspunkten wieder. In der Literatur werden oft die mittleren Transpirationswerte miteinander verglichen. Aus meinen Versuchen geht jedoch hervor, dass, wie schon des öfteren festgestellt wurde, die Transpirationsintensität durch verschiedene Ursachen während des Tages stark schwankt. In diesen Fällen ist der mittlere Wert nicht einwandfrei und führt manchmal zu unrichtigen Schlüssen.

Wenn man z.B. aus meinen Versuchen den mittleren Transpirationswert von Salicornia, gezüchtet in 1/12 Mol und 2/12 Mol $CaCl_2$, berechnet, dann ergibt sich, dass die Transpirationsunterschiede innerhalb des mittleren Fehlers liegen. Die einzelnen Beobachtungen zeigen jedoch, dass alle in vergleichbaren Zeitabschnitten bestimmten Werte bei der ersten Konzentration grösser als bei der letzten sind; hieraus folgt, dass wirklich ein Einfluss der Konzentration auf die Transpiration besteht.

Bezugseinheiten.

Die Transpiration wurde pro Frischgewicht, sowie auch pro Fläche bestimmt. Zur Bestimmung der Oberfläche wurden von den Pflanzen Abzüge auf photographischen Papier gemacht. Die Flächen dieser Abzüge wurden planimetrisch bestimmt.

Bei Salicornia und ähnlich geformten Pflanzen ist diese Fläche der Gesamtfläche der Pflanze proportional. Die hierbei gemachten Fehler sind gering und also ist in dieser Weise die verlangte Einheit mit genügender Genauigkeit zu bestimmen.

§ 14. *Transpiration von Salicornia, gezüchtet in Lösungen mit Zugabe von 0—4% NaCl.*

Diese Versuche wurden am 25. August und am 4. September angestellt; die Resultate sind in Fig. 6 und 7 gegeben.

Versuch am 25. August (Figur 6).

In der Figur ist auch der Verlauf einiger die Transpiration beeinflussenden

Faktoren, wie Temperatur, relative Feuchtigkeit, sowie die Zeiten, wann die Sonne geschienen hat, wiedergegeben.
Während dieser Versuche stand ein leichter Wind.

Die Transpiration sank im Laufe des Tages etwas. Durch welche Faktoren dies verursacht wurde, ist bei diesen Versuchen nicht untersucht worden. Sie läuft nicht parallel zur Temperatur, Feuchtigkeit oder Evaporation.

Versuch am 4. September (Fig. 7).
Genannte physische Grössen und der Sonnenschein sind auch hier in der Figur gegeben.

Bei den Transpirationsversuchen an diesem Tage fällt ein starkes Maximum um 12 Uhr auf. Zwischen diesem Verlauf und den obigen Faktoren lässt sich kein Zusammenhang feststellen. Ein derartiger Verlauf wird mehr in der Literatur gegeben, z.B. durch Bickenbach, Keller und auch wohl bei Nicht-Halophyten. Ich weise darauf hin, dass die Transpirationsabnahme in allen Konzentrationen erfolgt und also keine Schlussfolgerungen hinsichtlich einer gehemmten Wasseraufnahme durch die höhere Salzkonzentration, wodurch sich dann diese Abnahme erklären liesse, zulässt. Aus den Versuchen geht deutlich hervor, dass eine Konzentrationssteigerung von NaCl im Kulturboden die Wasserabgabe beeinflusst und zwar eine hemmende Wirkung hat. In den niederen Konzentrationen ist sie noch schwach und unregelmässig. Erst bei den Pflanzen, gewachsen auf einer 3 und 4 proz. NaCl-Lösung, bleiben alle Transpirationswerte entschieden unter denen der niederen Konzentrationen.

Der Einfluss ist also der Konzentrationssteigerung nicht völlig proportional. Letztere Erscheinung wurde auch wiederholt von anderen Forschern beobachtet. Keller findet z.B. für die Transpiration pro Tag bei Salicornia, die in einer 1, 3 und 5 proz. NaCl-Lösung gezüchtet wurden, bzw. die Werte 236, 144 und 120. Adriani gibt an, dass bei derselben Pflanze, gezüchtet in Meereswasser 1 : 1, 1 : 2 und 1 : 4, die Transpirationswerte bzw. 3,5; 3,65 und 5,35 betragen. Auch Bickenbach stellt fest, dass bei Aster tripolium nur ein geringer Unterschied in der Wasserabgabe zwischen den auf 1 und 2 proz. NaCl-Lösung gewachsenen Pflanzen vorhanden ist, dass jedoch Pflanzen, gezüchtet auf einer 3 proz. NaCl-Lösung viel weniger transpirieren als die, welche auf einer 2 proz. Lösung gehalten wurden.

Im Vergleich zu diesen Versuchen ist die Abnahme bei den meinigen etwas regelmässiger; diese Hemmung ist jedoch nur ausgeprägt in den Fällen, wo wir die äussersten Konzentrationen miteinander vergleichen.

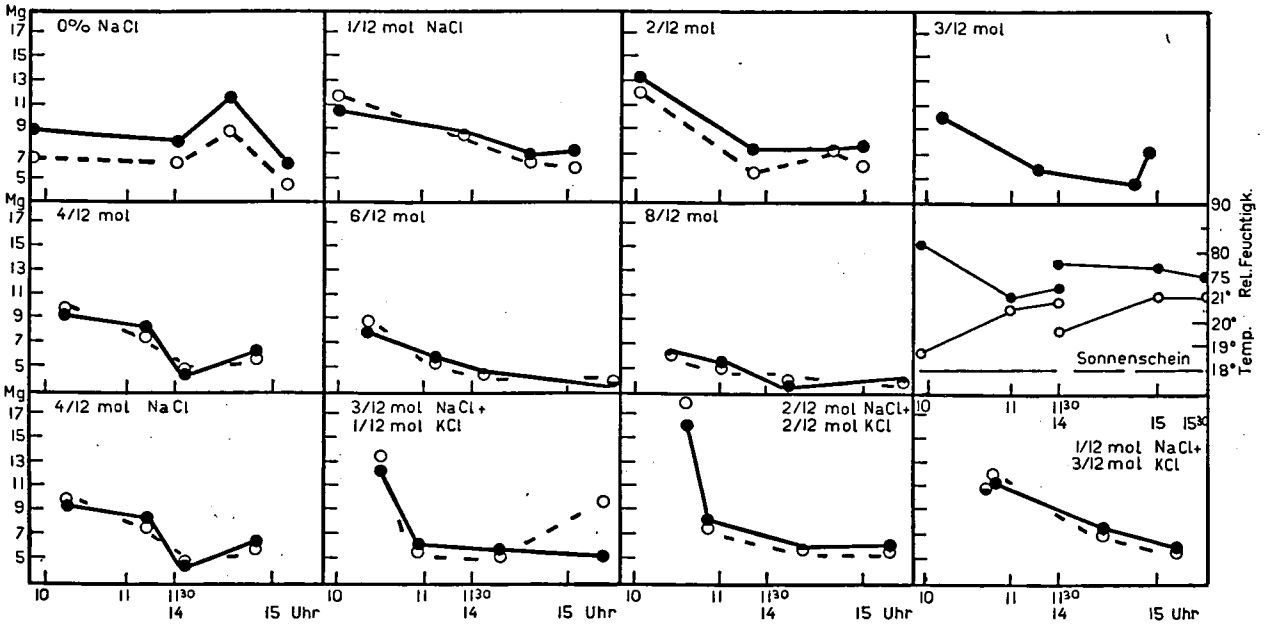


Fig. 6. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in verschiedenen Konzentrationen von NaCl und Gemischen von NaCl mit KCl (Gesamtkonz. 4/12 mol).
Abszisse: die Zeit.
Ordinate: die Transpiration in mg pro 2 Min. pro 1 gr Frischgewicht (gezogene Linie) und pro Oberfläche 200 cm² (gestrichelte Linie) In der Figur ist weiter die Temp., relative Feuchtigkeit und die Zeit während der die Sonne geschienen hat (Unterbrechung der Linie, die dieses angibt, deutet also an, dass während dieser Zeit kein direkter Sonnenschein herrschte), angegeben.
Die Evaporation (= Gewichtsverlust pro 2 Min. eines runden, feuchten, weissen Filtrierpapiers mit 5,5 cm Durchmesser) war um 10^h, 11^{h30}, 13^{h50} und 15^{h45} resp. 18, 26, 25, und 20 mg.

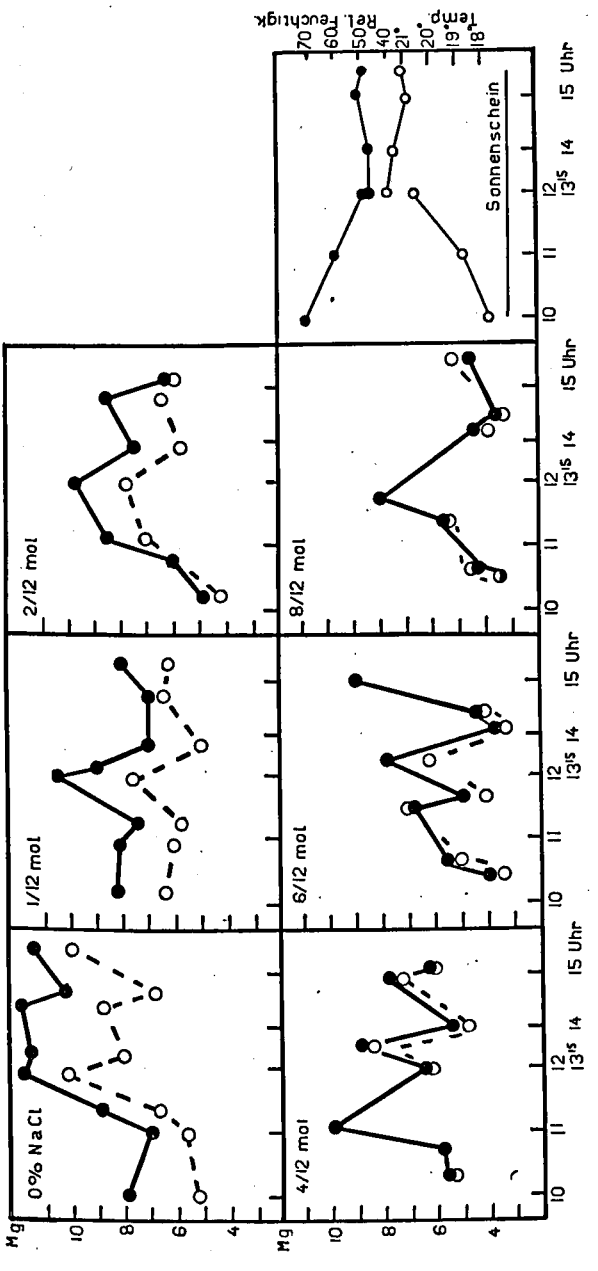


Fig. 7. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in NaCl-Lösungen.
Für Legende s. Fig. 6. Evaporation um 10^h, $13^{h}15$, $14^{h}40$ resp. 22, 45, 67 mg.

§ 15. *Transpiration von Salicornia, gezüchtet in einer KCl-Lösung von 1/12—8/12 Mol Konzentration.*

Die Versuchsergebnisse werden durch Figur 8 veranschaulicht.

Die benutzten KCl-Lösungen sind, wie schon erwähnt, den benutzten NaCl-Lösungen äquimolar (stimmen also mit 0,5—4 v.H. NaCl überein). Auch hier sind wieder Temperatur, Feuchtigkeit usw. in Fig. 8 gegeben.

Hierzu muss noch erwähnt werden, dass ab 14 Uhr der Himmel leicht bewölkt war und die Lichtintensität infolgedessen geringer war als am Morgen. Deren Einfluss auf die Transpirationswerte ist nicht merkbar.

Die allgemeine Transpirationsintensität ist der der in niedrigeren NaCl-Konzentrationen gezüchteten Pflanzen gleich.

Was den Einfluss der Konzentration von KCl auf die Wasserabgabe betrifft, ist auffällig, dass dieser ein anderer als der von NaCl ist. Während letzteres einen deutlich hemmenden Einfluss auf die Wasserabgabe hat, ist diese bei KCl nicht oder kaum zu bemerken. Pro Frischgewicht berechnet, ist die Transpiration in den höchsten Konzentrationen kaum merklich niedriger. Der Unterschied fällt, wenn man den mittleren Transpirationswert berechnet, noch gerade ausserhalb des mittleren Fehlers. Diese sind 8,7 + 0,26 und 7,5 ± 0,56; bei NaCl betragen diese Werte

8,4 ± 0,55 und 4,8 ± 0,43
8,1 ± 0,30 und 4,8 ± 0,42.

Pro Oberfläche berechnet, weisen die verschiedenen KCl-Konzentrationen keinen Unterschied in der Wasserabgabe mehr auf.

Transpiration in Gemischen von NaCl und KCl.

Bei den Pflanzen, gewachsen auf Mischungen dieser beiden Salze, stimmen die Transpirationsergebnisse mit obigen Resultaten überein. Es ergibt sich nämlich ein starker Einfluss der Konzentration des NaCl auf die Transpiration und das Fehlen einer ähnlichen Wirkung des KCl. Bei den Versuchen vom 25. August können die Gemische beider Salze, bei denen die gesamte Konzentration 4/12 Mol beträgt, mit den Lösungen, welche nur NaCl in derselben Konzentration enthalten, verglichen werden.

Es ergibt sich, dass die Wasserabgabe in den Lösungen, in denen Na durch K ersetzt wurde, eine höhere ist; der Unterschied ist jedoch nur gering.

Der Gegensatz im Verhalten von Na und K in deren Gemischen tritt deutlicher in Gemischen höherer Gesamtkonzentrationen, z.B. 8/12 Mol, auf. In dem Versuch vom Fig. 8 lassen sich die verschiedenen Gemische miteinander und mit einer 8/12 KCl-

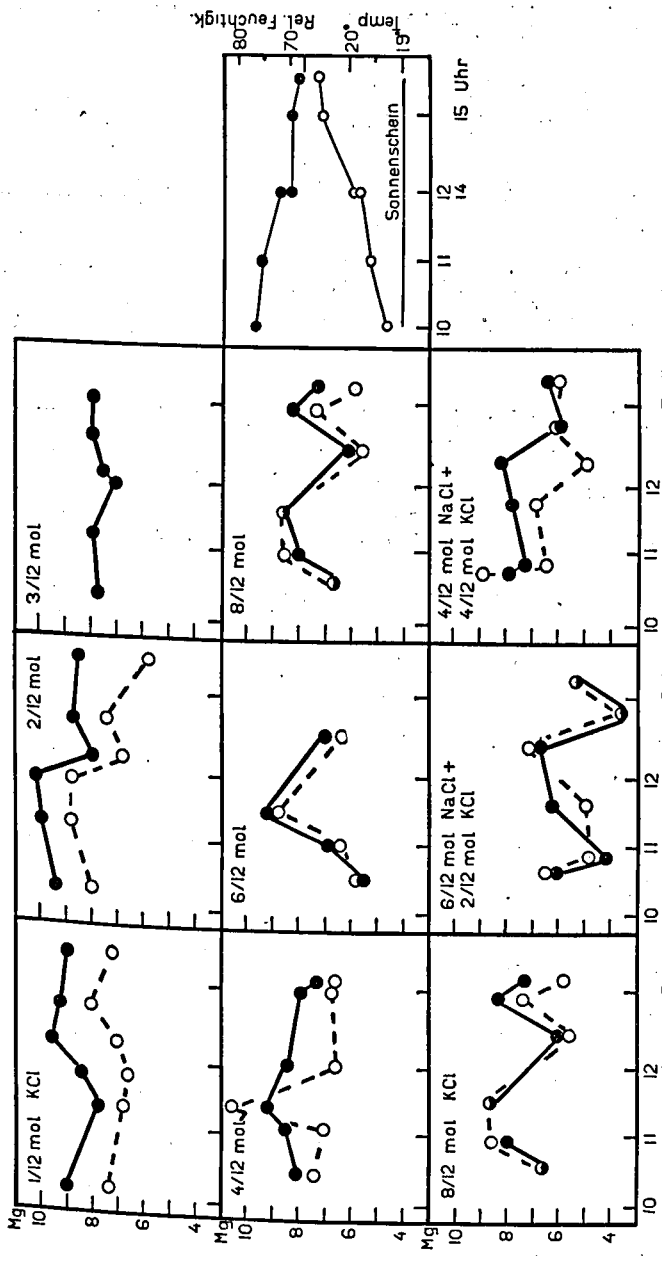


Fig. 8. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in KCl-Lösungen und in Gemischen NaCl/KCl. Für Legende s. Fig. 6. Evaporation um 10^{h15}, 12^{h}, 13^{h50}, 15^{h35} resp. 23, 32, 29, 28 mg.

Lösung vergleichen. Hieraus geht hervor, dass die Transpiration der Pflanzen, gewachsen in einem Gemisch von 6/12 Mol NaCl + 2/12 Mol KCl, niedriger ist als die der Pflanzen, welche auf dem Gemisch 4/12 Mol NaCl + 4/12 Mol KCl gezüchtet wurden; auch ist diese geringer als die Transpiration der Pflanzen, die nur in 8/12 Mol KCl gehalten wurden.

Die Wasserabgabe ist also umso beschränkter, je mehr NaCl vorhanden ist.

§ 16. *Transpiration in $CaCl_2$-Lösungen und in Gemischen von $CaCl_2$ und NaCl.*

Die Resultate dieser Transpirationsversuche sind in Fig. 9 veranschaulicht.

An diesem Tage war der Himmel leicht bewölkt; die Lichtstärke war hinreichend die Stomata in völlig geöffnetem Zustande zu erhalten. Aus den Beobachtungen ergab sich, dass die Stomata im allgemeinen bei Lichstärken über 20.000 Lux maximal geöffnet sind. Die gemessenen Lichtstärken betrugen um 11.30 um 12 und 15 Uhr bzw. 40.000, 60.000 und 75.000 Lux. An diesem Tage wehte ein leichter Wind. Die Temperatur usw. ist in Fig. 9 gegeben.

In dieser Versuchsreihe standen nur Pflanzen, die in 1/12 und 2/12 Mol $CaCl_2$-Lösung gezüchtet wurden, zur Verfügung; in höheren Konzentrationen dieses Salzes (d.h. $CaCl_2$, ohne Berücksichtigung der Nährsalze) gediehen die Salicornia-Pflanzen nicht mehr. Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass die Wasserabgabe bei der 1/12 Mol Lösung grösser als bei der 2/12 Mol Lösung ist. Die Konzentration dieses Salzes hat also einen ziemlich grossen Einfluss; bei keinem der anderen Salze hat ein derartig kleiner Konzentrationsunterschied einen merklichen Einfluss auf die Transpiration.

In den Gemischen von $CaCl_2$ und NaCl wurden gleiche Transpirationswerte gefunden; das wechselnde Verhältnis zwischen dem Ca- und Na-Gehalt beeinflusst die Transpiration also nicht. Aus der oben gefundenen Beobachtung, dass das Ca die Wasserabgabe sehr stark beeinflussen würde, lässt sich dieses Ergebnis nicht erwarten. Man würde im Gegenteil erwarten, dass die Transpiration vermindern würde, je mehr Ca in den Gemischen vorhanden ist.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, wodurch sich die gefundenen Resultate erklären liessen. Es wäre zum Beispiel denkbar, dass die wechselnde Zusammensetzung der Aussenflüssigkeit die innere Salzzusammensetzung wenig beeinflusst, dass z.B. das Na im Vergleich zum Ca sehr stark aufgenommen werden würde. Wenn nun die Salzzusammensetzung in der Pflanze für die Transpirationsintensität

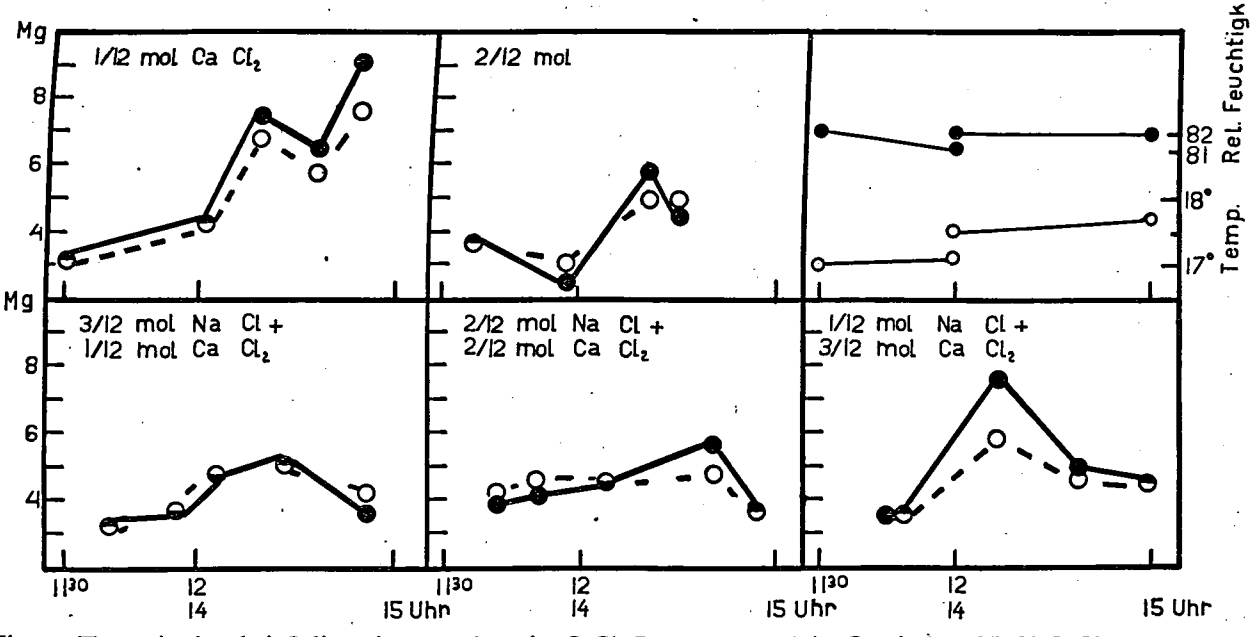


Fig. 9. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in $CaCl_2$-Lösungen und in Gemischen $NaCl/CaCl_2$. Für Legende s. Fig. 6.
Evaporation um 11^{h30}, 12^h, 14^h und 15^h resp. 15, 15, 27 und 27 mg.

massgebend ist, lässt sich oben erwähntes Resultat hierdurch erklären.

Auch ist es möglich, dass schon geringe Na-Mengen eine so starke antagonistische Wirkung ausüben, dass die grössere Ca-Menge sich nicht mehr geltend machen kann.

In diesem Zusammenhang ist es bedauerlich, dass der Transpirationsintensitätswert der Gemische in Bezug auf 4/12 Mol $CaCl_2$, mit denen die Gemische eigentlich verglichen werden müssten, nicht bekannt ist. Hieraus könnte sich dann zeigen, ob das NaCl schon in der niedrigsten der angewandten Konzentrationen (1/12 Mol NaCl gegenüber 3/12 Mol $CaCl_2$) die Wirkung des Ca aufheben würde.

Wenn wir den Transpirationswert bei 4/12 Mol $CaCl_2$ aus der in der niedrigsten Konzentration gefundenen Abnahme extrapolieren, dann ergibt sich, dass dieser Wert jedenfalls viel niedriger als bei den genannten Gemischen der beiden Salze ist.

§ 17. *Transpiration in $MgCl_2$-Lösungen (1/12—4/12 Mol) und in Gemischen von $MgCl_2$ und NaCl.*

Der Transpirationsverlauf in den verschiedenen Lösungen ist in Fig. 10 gegeben.

Den meteorologischen Beobachtungen nach schien praktisch den ganzen Tag die Sonne. Der Sonnenschein wurde jedoch durch eine leichte Bewölkung leise geschwächt. Es wurden um 10, 12, 14 und 15.30 Uhr nachstehende Lichtstärken gefunden: 60.000, 150.000, 100.000 und 40.000 Lux.
Die übrigen Faktoren sind, wie bisher, aus der Kurve ersichtlich.

Der Einfluss der $MgCl_2$-Konzentration auf die Transpiration ist gering. In den Konzentrationen von 1/12—3/12 Mol sind die Transpirationswerte praktisch einander gleich, in dem Sinne, dass alle Werte um einen bestimmten Wert schwanken. Nur ist die Wasserabgabe bei 4/12 Mol immer geringer als bei den vorhergehenden Konzentrationen. Pro Fläche berechnet, ist der Einfluss der genannten Konzentration noch geringer. Was die Transpiration in den Gemischen, in denen wie immer das Mg mehr oder weniger durch das Na ersetzt wurde, betrifft, ist zu bemerken, dass bei der Lösung, die am meisten Na enthält (nämlich 1/12 Mol $MgCl_2$ + 3/12 Mol NaCl), die Transpiration niedriger als bei der 4/12 Mol $MgCl_2$-Lösung und bei den übrigen Gemischen ist.

§ 18. *Transpiration bei den verschiedenen $NaNO_3$-Konzentrationen und bei Gemischen von $NaNO_3$ und NaCl.*

Das Ergebnis dieser Transpirationsversuche sind in Fig. 11 veranschaulicht.

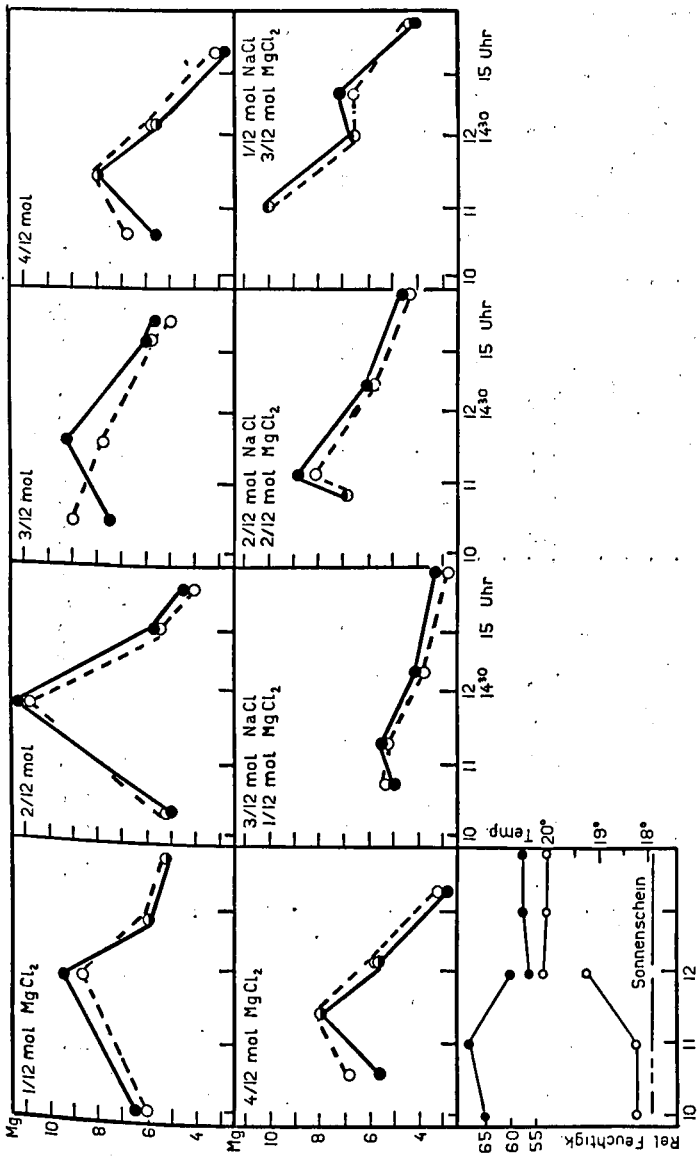


Fig. 10. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in $MgCl_2$-Lösungen und in Gemischen NaCl/$MgCl_2$.
Für Legende s. Fig. 6.
Evaporation um 10^h, 12^h, 14^{h30} und 15^{h30} resp. 35, 45, 45, 42 mg.

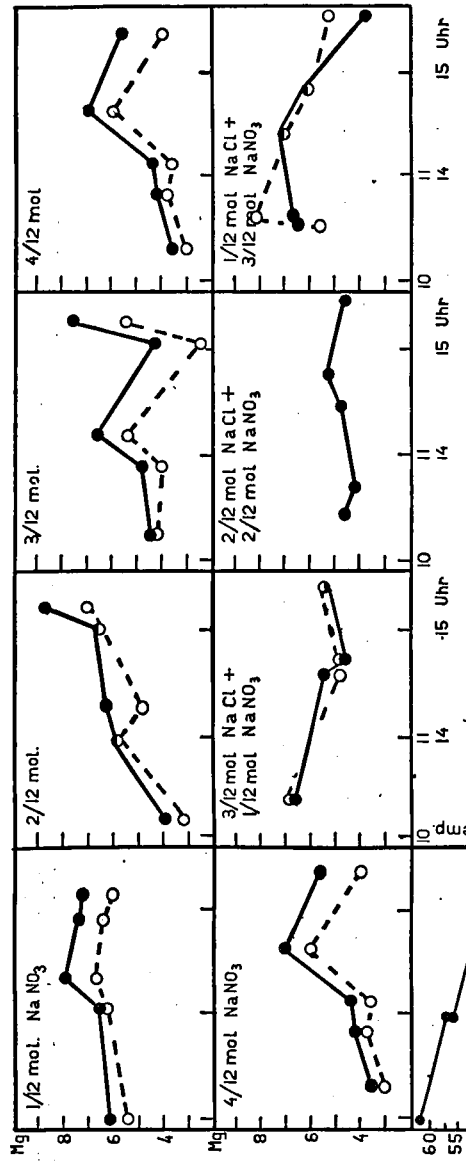


Fig. 11. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in $NaNO_3$-Lösungen und in Gemischen $NaCl/NaNO_3$. Für Legende s. Fig. 6.
Evaporation um 10^h, 11^h, 14^h und 15^{h35} resp. 41, 51, 52, und 45 mg.

Den ganzen Tag schien die Sonne; der Wind war ziemlich stark. Die übrigen Daten sind aus Fig. 11 ersichtlich.

Diese Versuche weisen einen Einfluss der Konzentration dieses Salzes auf die Transpiration auf. Bei der 4/12 Mol Lösung ist die Wasserabgabe nämlich stets geringer als bei der 1/12 Mol Lösung.

Die Ersetzung von NO_3 durch Cl, bei der wie bei all diesen Versuchen die Gesamtkonzentration 4/12 Mol war, beeinflusst die Transpiration nicht nachweisbar, wenn diese auf das Frischgewicht bezogen wird. Berechnet pro Fläche, hat die Transpiration im Gemisch 1 NaCl + 3 $NaNO_3$ immer einen etwas höheren Wert als bei $NaNO_3$ allein. Dieser Unterschied ist wohl der kleineren Flächenentwicklung (d.h. einer grösseren Sukkulenz) in den Gemischen in Bezug auf die höheren Konzentrationen von $NaNO_3$ zuzuschreiben. Hierdurch wird, bei gleicher Transpiration pro Frischgewicht, die Transpiration pro Fläche, bei den Pflanzen, die die geringste Oberflächenentwicklung haben, relativ zunehmen.

§ 19. *Transpiration bei Na_2SO_4 und bei Gemischen von Na_2SO_4 und NaCl.*

Die Ergebnisse dieser Transpirationsversuche sind aus den Figuren 12 und 13 ersichtlich.

Bei den ersten Versuchen war der Himmel abwechselnd bewölkt; auch war es ziemlich windig. Die übrigen Daten sind in Fig. 12 angedeutet. Bei den zu Fig. 13 gehörigen Versuchen schien die Sonne während der Versuchsdauer unabgebrochen; auch nun wehte ein ziemlich starker Wind. Temperatur, usw. sind aus der Figur ersichtlich.

Ein Einfluss der Konzentration dieses Salzes auf die Transpiration lässt sich nicht nachweisen.

Aus Fig. 12 geht deutlich hervor, dass in allen Lösungen, in denen SO_4 teilweise durch Cl ersetzt wurde, die Transpiration niedriger als in der äquimolaren Sulfatlösung ist. In dem Masse mehr SO_4 durch Cl ersetzt worden ist, in dem Masse ist auch die Wasserabgabe niedriger.

In Fig. 13 ist obiges Ergebnis jedoch nicht so deutlich und fehlt sogar teilweise. Hier finden wir nämlich, dass bei den Gemischen nicht eine niedrigere Transpiration als bei den SO_4-Lösungen auftritt. Bei den Gemischen dagegen besteht noch ein Unterschied: mit nur einer Ausnahme nämlich ist die Wasserabgabe beim Gemisch 3 Na_2SO_4 + 1 NaCl höher als beim Gemisch 1 Na_2SO_4 + 3 NaCl.

Bei den bisher beschriebenen Versuchen wurde der Einfluss der

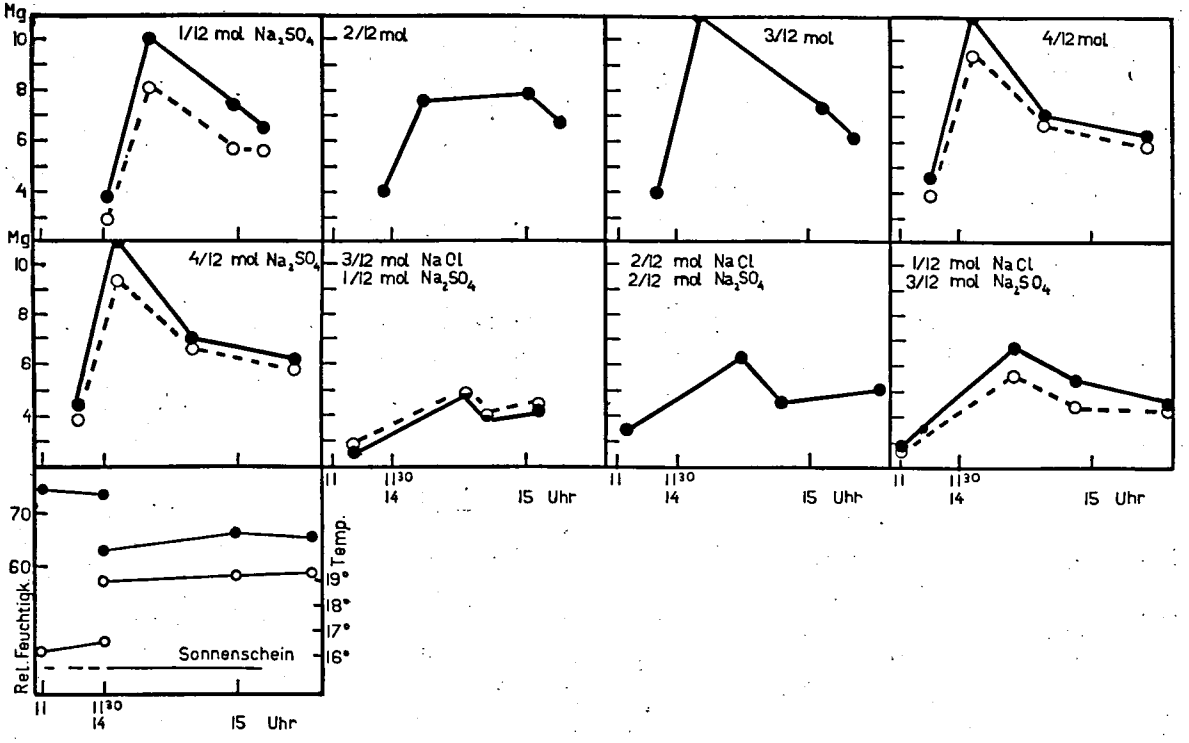


Fig. 12. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in Na_2SO_4-Lösungen und in Gemischen $NaCl/Na_2SO_4$. Für Legende s. Fig. 6.
Evaporation um 10^h, 14^h und 15^{h45} resp. 28, 36 und 21 mg.

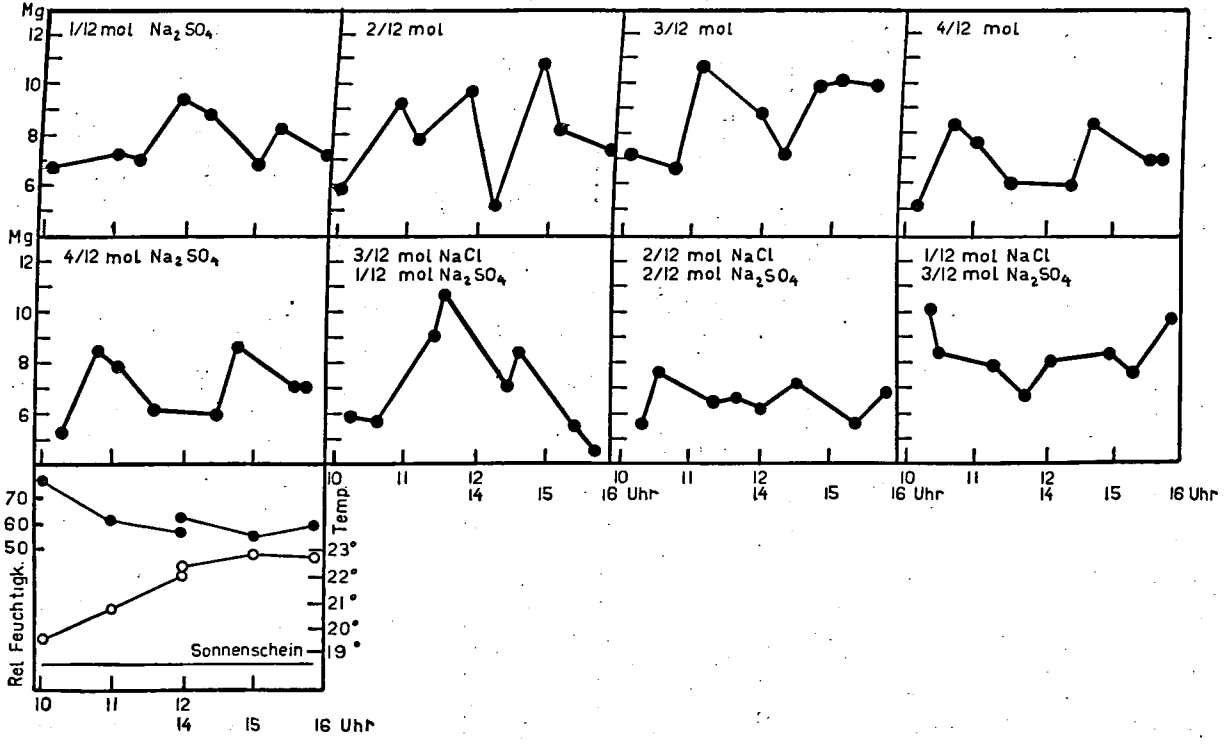


Fig. 13. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet in Na_2SO_4-Lösungen und in Gemischen $NaCl/Na_2SO_4$. Für Legende s. Fig. 6.
Evaporation um 10^h, 12^h, 14^h und 16^h resp. 26, 57, 49 und 44 mg.

verschiedenen Konzentrationen eines Salzes auf die Transpiration, sowie der Einfluss einer teilweisen Ersetzung desselben durch NaCl untersucht.

Nachstehende Versuche ergänzen und kontrollieren die vorhergehenden. Zu dem Zweck wurden die Transpirationsintensitäten der Pflanzen, gezüchtet in einer bestimmten Konzentration (variierend von 1/12—4/12 Mol) von NaCl, KCl, ..., bestimmt.

§ 20. *Transpiration bei 1/12 Mol NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4.*

Die Ergebnisse sind in Fig. 14 graphisch dargestellt worden.

Der Himmel war abwechselnd bewölkt und heiter. Die Lichtintensitäten, gemessen während der bewölkten Perioden, waren: 11 Uhr 75.000 Lux; 12.15 Uhr 100.000 Lux; 14 Uhr 55.000 Lux; 15.30 Uhr 70.000 Lux. Temperatur usw. sind wiederum graphisch gegeben.

Aus dem Transpirationswert geht nicht hervor, dass die verschiedenen Salze in dieser Konzentration einen merkbar verschiedenen Einfluss auf genannten Prozess haben.

§ 21. *Transpiration bei 2/12 Mol NaCl, KCl, ...*

Für diese Versuche verweise ich auf Fig. 15.

Diese Transpirationsversuche wurden zwischen 13 und 15 Uhr angestellt. Während dieser Zeit war es sonnig und wehte ein leiser Wind. Weitere Daten sind der Figur zu entnehmen.

Aus der Versuchsergebnissen lässt sich kein Einfluss der Salze auf die Wasserabgabe nachweisen. Zwar übersteigen die meisten Transpirationswerte bei der Nitratlösung z.B. diejenigen bei der NaCl-Lösung; jedoch kommt auch der umgekehrte Fall vor.

§ 22. *Transpiration bei 3/12 Mol NaCl, KCl .....*

Die Transpirationswerte sind in Fig. 16 gegeben.

Den ganzen Tag war es sonnig und wolkenlos. Zu den Daten, veranschaulicht in der Figur, muss noch hinzugefügt werden, dass es während dieser Versuche etwas windig war.

Bei dieser Konzentration lässt sich kein Transpirationsunterschied bei NaCl, KCl, $MgCl_2$ und $NaNO_3$ nachweisen ($CaCl_2$ ist nicht mehr vorhanden). Bei den auf dem Sulfatboden gezüchteten Pflanzen ist der sehr hohe Wert bei der zweiten und dritten Beobachtung auffällig. Auch bei der vierten Beobachtung ist der Wert ein höherer. Bei dieser Lösung liesse sich ein spezifischer Einfluss des Sulfats

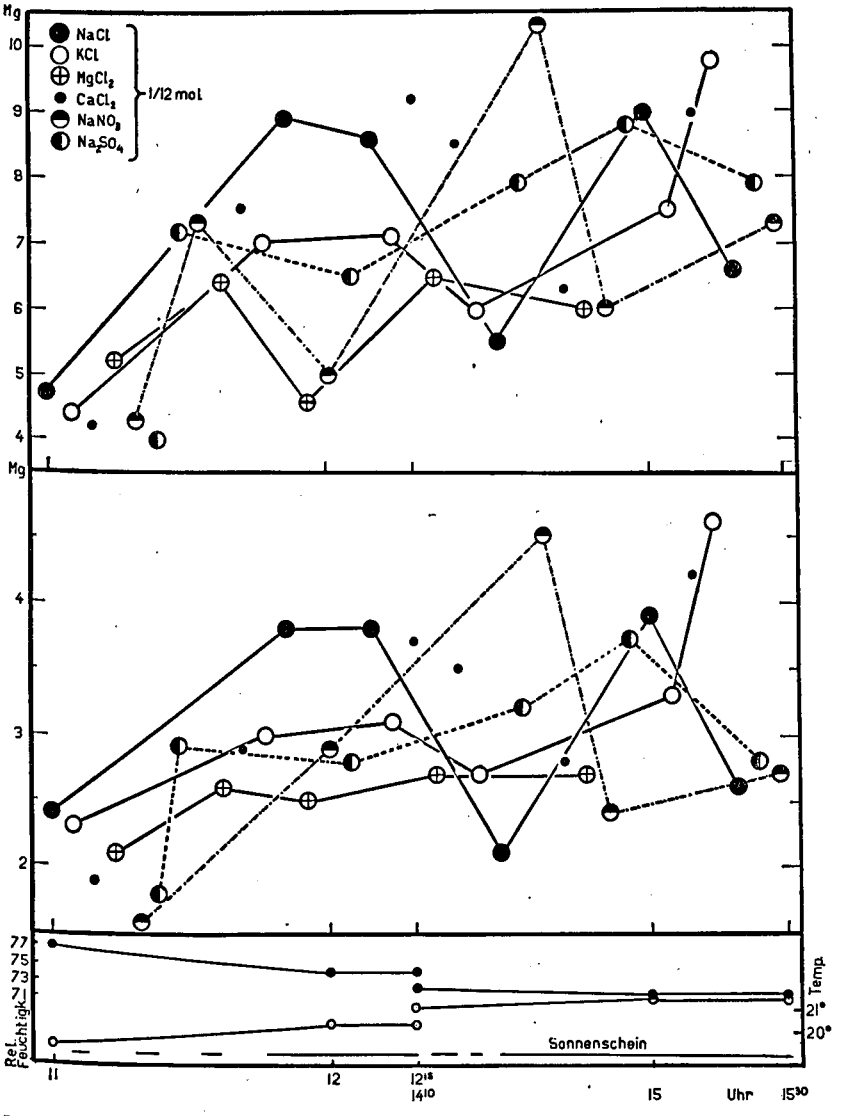


Fig. 14. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet auf den Salzlösungen: NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$, Na_2SO_4. Konzentration 1/12 mol. Oben: die Transpiration in mg. pro 2 Min. pro 1 Gramm Frischgewicht.
Unten: die Transpiration in mg pro 100 cm² pro 2 Min.
Sonst wie Fig. 6.
Evaporation um 11^h, 12^h15, 14^h und 15^h30 resp. 17, 25, 21 und 24 mg.

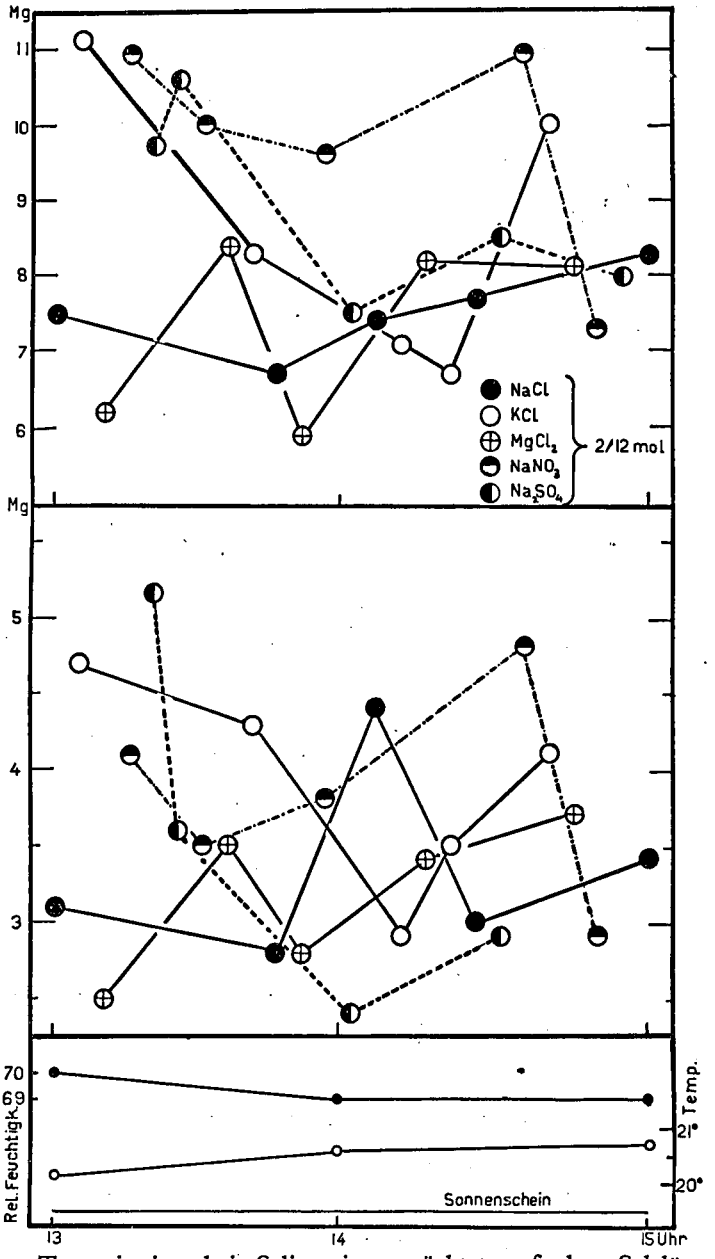


Fig. 15. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet auf den Salzlösungen: NaCl, KCl .... Konzentration 2/12 mol.
Für Legende s. Fig. 14.
Evaporation um 13^h und 15^h resp. 33 und 26 mg.

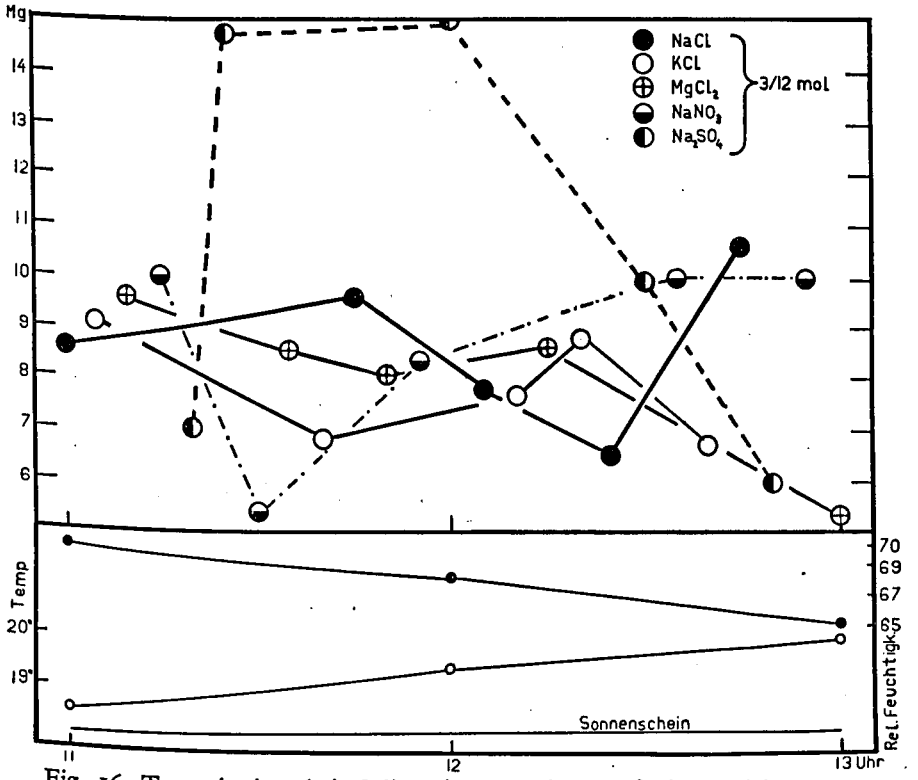


Fig. 16. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet auf den Salzlösungen: NaCl, KCl .... Konzentration 3/12 mol.
Für Legende s. Fig. 14.
Evaporation um $10^{h}40$ und 13^{h} resp. 21 und 40 mg.

auf die Wasserabgabe, und zwar ein steigernder Einfluss, denken. Dennoch ist das Resultat bei diesen Versuchen nicht derartig, dass dieser sich aus diesen Versuchen allein schliessen liesse. Dieses Resultat deutet aber wohl auf die bei den anderen Versuchen gefundene Richtung hin. (Vgl. die auf Seite 605 (Fig. 12) beschriebenen Versuche, sowie nachstehenden Versuch).

§ 23. *Transpiration bei 4/12 Mol NaCl, KCl .....*
Diese Versuche sind gegeben in Fig. 17.

Während dieser Versuche wechselten Sonnenschein und Bewölkung einander ab. Ab 14 Uhr was der Himmel beinahe ununterbrochen bewölkt. Während der Bewölkung wurden nachstehende Lichtstärken gemessen:

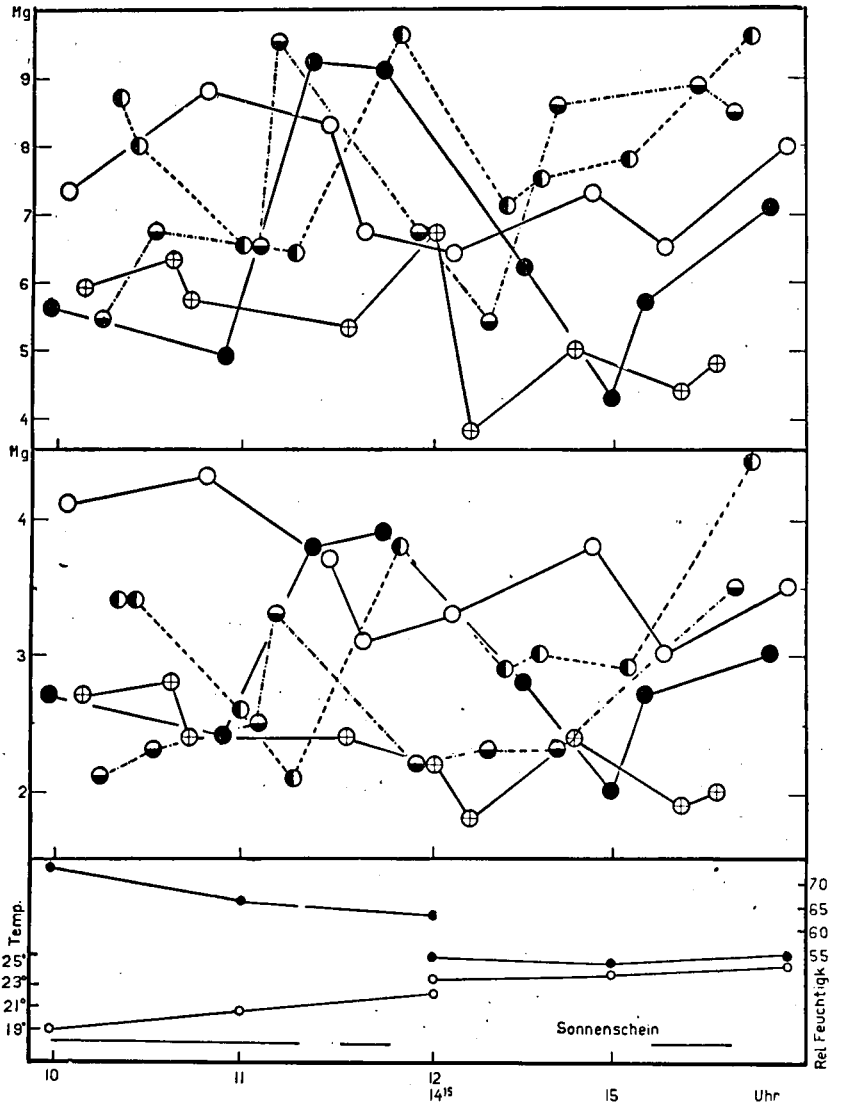


Fig. 17. Transpiration bei Salicornia, gezüchtet auf den Salzlösungen: NaCl, KCl .... Konzentration 4/12 mol.
Für legende s. Fig. 14 (Zeichen wie Fig. 16).
Evaporation um 10^h, 12^h, 14^h und 15^{h45} resp. 36, 38, 55 und 46 mg.

12 Uhr 50.000—90.000 Lux; 14. 15 Uhr 50.000 Lux; 15 Uhr 20.000—75.000 Lux; 15. 45 Uhr 13.000 Lux.
Der Wind war ziemlich stark. Für weitere Daten verweise ich auf die Figur.

Auch bei dieser bei diesen Versuchen benutzten höchsten Konzentration treten keine grossen Unterschiede in der Transpiration auf.
Das $MgCl_2$ übt noch einen ziemlich deutlich hemmenden Einfluss auf diesen Prozess auf. Auf Sulfatboden gezüchtete Pflanzen zeigen, mit einigen Ausnahmen, eine etwas höhere Transpiration. Berechnet pro Fläche ist dies jedoch nicht mehr der Fall.

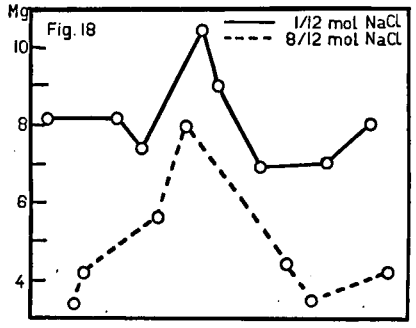
Bei den ersten Versuchen wurde gefunden, dass die Konzentration des Kaliums, im Gegensatz zum Natrium, die Transpiration nicht herabsetzt. Aus diesen Versuchsergebnissen könnte man erwarten, dass auch bei den oben erwähnten Vergleichsversuchen die Transpiration bei 4/12 Mol KCl einen höheren Wert als bei 4/12 Mol NaCl aufweisen müsste. Zwar ist die Wasserabgabe bei der KCl-Lösung im allgemeinen eine etwas höhere, jedoch wurden bei der NaCl-Lösung einige höhere Transpirationswerte gefunden, so dass dieser Versuch obiges Resultat nicht bejaht. Es darf jedoch nicht ausser Betracht gelassen werden, dass bei letzteren Versuchen die Gesamtkonzentration (4/12 Mol) nicht hoch ist. Die Wirkung des Na in Bezug auf die des K ist in dieser Konzentration noch sehr gering, so dass das hier gefundene Resultat dem bei den früheren Versuchen gefundenen nicht widerspricht.

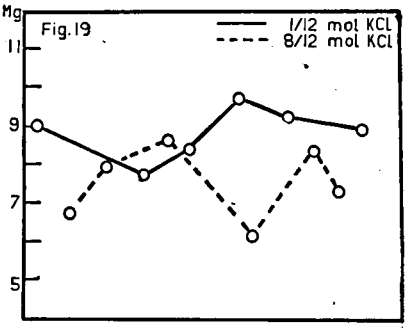
§ 24. *Diskussion und Zusammenfassung* (s. Fig. 18—30).

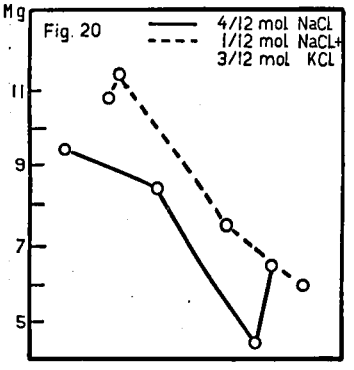
In den vorhergehenden Versuchen wurden die Transpirationsintensitäten von Salicornia-Pflanzen, gezüchtet in verschiedenen Konzentrationen verschiedener Salze (NaCl, KCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ und Na_2SO_4), mit einander verglichen. Gleichzeitig wurde der Einfluss einer teilweisen Ersetzung des NaCl durch diese Salze bestimmt; hierbei wurde immer dieselbe Gesamtkonzentration (nämlich 4/12 Mol) benutzt.

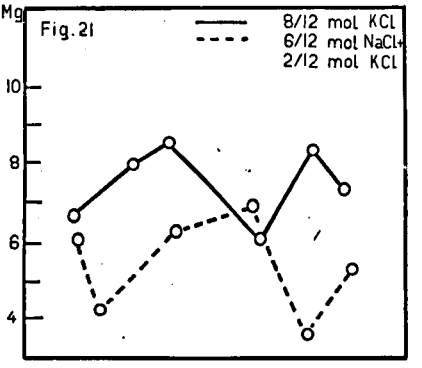
In einer zweiten Versuchsreihe wurde jedesmal die Wasserabgabe von Pflanzen, gezüchtet in einer bestimmten Konzentration der genannten Salze, verglichen.

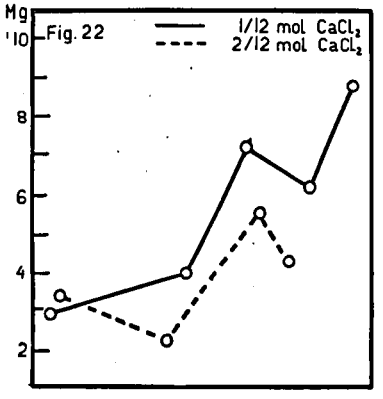
Aus diesen Versuchen lässt sich schliessen, ob die Wirkung der Salze auf die Transpiration eine Folge der osmotischen Wirkung der Salzlösung ist, oder aber, ob die spezifische Wirkung der Salze vorherrscht. In letzterem Falle wird also die Wirkung durch die Salzart bestimmt.











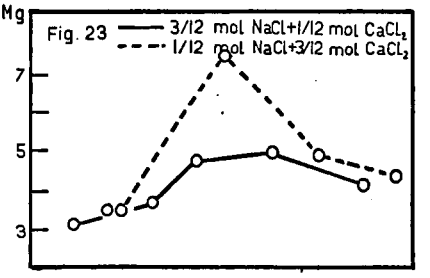
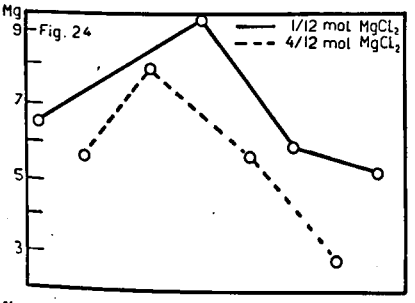
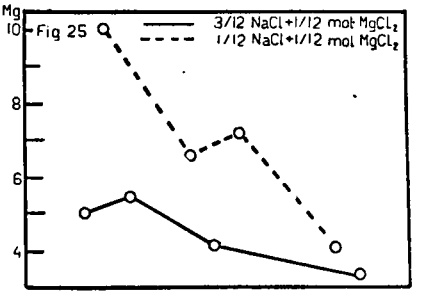
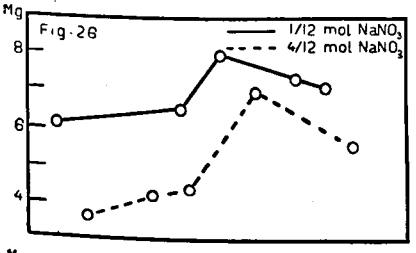
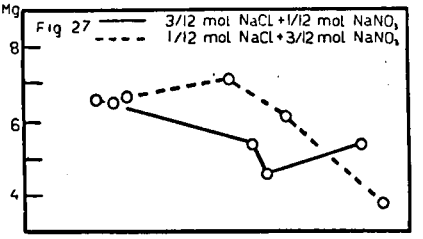


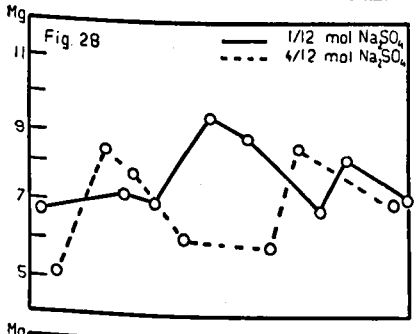
Fig. 18—30. In den Figuren 18—30 sind die bezeichnendsten Resultate der in den Figuren 6—14 angeführten Resultaten gegeben.
Alle Transpirationswerte beziehen sich hier auf das Frischgewicht; alle übrigen Daten finden sich bzw. in den Figuren 6—14.

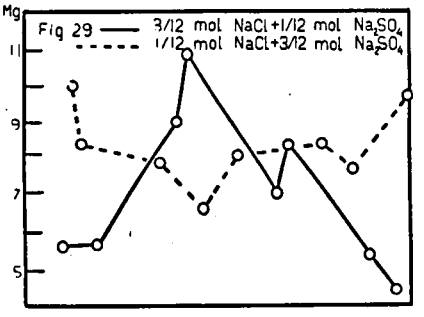

Mg
Fig. 24
1/12 mol $MgCl_2$
4/12 mol $MgCl_2$

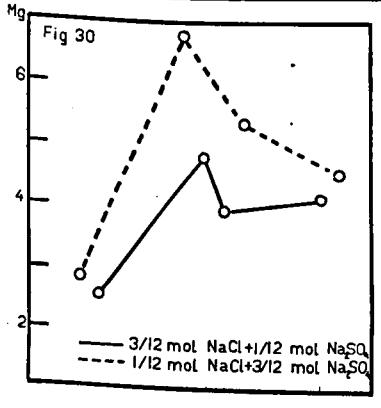

Mg
Fig 25
3/12 NaCl+1/12 mol $MgCl_2$
1/12 NaCl+1/12 mol $MgCl_2$


Mg
Fig. 26
1/12 mol $NaNO_3$
4/12 mol $NaNO_3$


Mg
Fig 27
3/12 mol NaCl+1/12 mol $NaNO_3$
1/12 mol NaCl+3/12 mol $NaNO_3$


Mg
Fig. 28
1/12 mol Na_2SO_4
4/12 mol Na_2SO_4


Mg
Fig 29
3/12 mol NaCl+1/12 mol Na_2SO_4
1/12 mol NaCl+3/12 mol Na_2SO_4


Mg
Fig 30
3/12 mol NaCl+1/12 mol Na_2SO_4
1/12 mol NaCl+3/12 mol Na_2SO_4

1. *Einfluss der Kationen auf die Transpiration.*

Das NaCl hat bei zunehmender Konzentration eine deutlich hemmende Wirkung auf die Wasserabgabe (Fig. 18).

Das KCl hat in äquimolaren Lösungen (0,5—4% NaCl äquimol.) nicht eine derartige Wirkung (Fig. 19). Wenn man die Transpiration bei der höchsten Konzentration (8/12 Mol) mit der bei der niedrigsten Konzentration (1/12 Mol) vergleicht, dann zeigt sich, dass erstere einen kaum merkbar niedrigeren Wert als letztere hat.

In den Gemischen lässt sich beobachten, dass die Wasserabgabe desto niedriger ist, je mehr Na vorhanden ist (Fig. 20 u. 21). Aus diesen Versuchen geht also hervor, dass die Wirkung des NaCl auf einer spezifischen Wirkung des Na beruht, und nicht auf der osmotischen Wirkung, weil diese beim KCl der des NaCl gleich ist und bei diesem Salz keine Abnahme der Transpiration auftritt.

Auch bei den anderen Chloriden lässt sich eine ausgesprochen spezifische Wirkung der Kationen nachweisen.

Bei der $CaCl_2$-Lösung ist die Transpiration bei der 2/12 Mol-Lösung (Fig. 22) niedriger als bei der 1/12 Mol-Lösung. (Die höheren Konzentrationen fehlen, da Salicornia in diesen nicht mehr wächst). Das Ca-Ion hat also einen stärkeren Einfluss als das Na-Ion, da sich bei letzterem erst bei grösseren Konzentrationsunterschieden ein Einfluss zeigen würde. Zwar enthält das $CaCl_2$ in äquimolaren Lösungen mehr Cl, aus der KCl-Reihe hat sich jedoch herausgestellt, dass dies an sich keinen Einfluss hat.

Die in den Gemischen NaCl + $CaCl_2$ zu erwartende niedrigere Transpiration bei höherem Ca-Gehalt tritt nicht auf (Fig. 23). Auf Seite 600 wurde dieser Widerspruch einer weiteren Diskussion unterzogen.

In der $MgCl_2$-Reihe zeigt sich die Transpiration bei der 4/12 Mol Lösung niedriger als bei der 1/12 Mol Lösung, wenn die Transpiration pro Frischgewicht berechnet wird (s. Fig. 24); berechnet pro Fläche liegen fast keine Unterschiede mehr vor.

Die hemmende Wirkung des Mg ist also viel schwächer als die des ebenfalls zweiwertigen Ca. Das Verhalten von Mg in Bezug auf Na ist nicht völlig klar. Aus der Transpirationsintensität der Pflanzen, gezüchtet in den Gemischen der beiden, folgt, dass die hemmende Wirkung des Na die stärkere ist; in der Lösung mit dem höchsten Na-Gehalt ist ja die Wasserabgabe am niedrigsten (Fig. 25).

Aus der zweiten Versuchsreihe, bei der u.a. die Transpiration bei NaCl und bei $MgCl_2$ miteinander verglichen wurde, geht jedoch nicht hervor, dass diese bei 4/12 Mol NaCl einen geringeren Wert als bei der $MgCl_2$-Lösung hat; eher ist das Gegenteil der Fall (Fig. 17). Welche Stelle das Mg genau einnimmt, wird also durch

diese Versuche noch nicht entschieden. Möglicherweise lässt sich dies durch die Annahme, dass das Mg in einem Gemisch mit Na anders als in einer nur Mg enthaltenden Lösung (selbstverständlich mit Ausnahme der Nährsalze) wirken würde, erklären.

In dieser zweiten Versuchsreihe zeigen sich weiter keine Transpirationsunterschiede (s. Fig. 14—17).

Die gefundene starke spezifische Wirkung des Ca lässt sich hier nicht kontrollieren, da die höheren Konzentrationen hier fehlen. Auch der Gegensatz zwischen dem Na und dem K ist in dieser Reihe nicht deutlich. Aus dem hemmenden Einfluss, den das Na (im Gegensatz zum K) hat, müsste folgen, dass die Transpiration bei den höchsten Konzentrationen des Na geringer als bei äquimolaren KCl-Lösungen sein müsste. Das Fehlen dieses Resultates lässt sich jedoch durch die Tatsache erklären, dass die hemmende Wirkung des Na auf die Wasserabgabe erst bei hohen Konzentrationsunterschieden deutlich auftritt. Auch ist bei der höchsten hier angewandten Konzentration (4/12 Mol) die hemmende Wirkung noch so gering, dass sie sich nicht nachweisen lässt, was wohl bei einem Vergleich der beiden Metalle (Na u. K) bei höheren Konzentrationen (z.B. 8/12 Mol) der Fall wäre.

Wohl sehen wir, dass bei der höchsten Konzentration (4/12 Mol) die meisten Transpirationswerte bei der KCl-Lösung höher als bei der NaCl-Lösung sind.

2. *Einfluss der Anionen auf die Transpiration.*

In der NO_3-Reihe nimmt die Transpiration bei steigender Konzentration ab (Fig. 26). Die Ersetzung des NO_3 durch Cl beeinflusst die Wasserabgabe nicht (Fig. 27); hieraus folgt, dass bei den benutzten Konzentrationen kein Unterschied zwischen dem NO_3-Ion und dem Cl-Ion besteht. Die Transpirationsverminderung bei der $NaNO_3$-Lösung bei zunehmender Konzentration (vgl. die Transpiration bei 1/12 Mol u. bei 4/12 Mol) muss also, wie in der NaCl-Reihe, der spezifischen Wirkung des Na-Ions zugeschrieben werden.

Was die Transpiration in der SO_4-Reihe betrifft, muss erwähnt werden, dass diese bei allen Konzentrationen dieses Salzes gleich gross ist (Fig. 28). Die Zunahme des osmotischen Wertes hat also auch hier keine Wirkung: der Einfluss wird durch die Art des Salzes bestimmt.

In den Gemischen von NaCl + Na_2SO_4 lässt sich eine Neigung zur Erhöhung der Transpiration feststellen, je mehr SO_4 vorhanden ist. (Figur 30 zeigt deutlich, dass die Transpiration höher ist, in dem Masse als mehr SO_4 vorhanden ist; jedoch weichen einige Be-

obachtungen des in Fig. 29 gegebenen Gegenversuches von diesem Verhalten ab).

Vergleichen wir die Transpirationsintensität bei äquimolaren NaCl- und Na_2SO_4-Lösungen, dann sehen wir, dass die Transpiration in letzterer Lösung (wenigstens bei den höchsten Konzentrationen) höher ist, obgleich die Lösung die doppelte Menge Na enthält (Fig. 23).

In *allen* Sulfatlösungen hat der höhere Na-Gehalt keine Verminderung der Transpiration zur Folge; das Na hat, wie aus der Chloridreihe hervorgeht, eine hemmende Wirkung auf die Wasserabgabe und zwar abhängig von der Konzentration.

Wir sind wohl zu der Annahme gezwungen, dass die nichtgehemmte Transpiration eine Folge des SO_4-Ions ist, das zur Erklärung der oben genannten Tatsachen einen stimulierenden Einfluss auf die Transpiration haben muss, um die hemmende Wirkung des Na (welches hier in verhältnismässig grossen Mengen vorkommt) auszugleichen.

Schluss-folgerung.

Obschon einige aus diesen Transpirationsversuchen gezogenen Folgerungen einer näheren Bestätigung bedürfen, da die Salze einen geringen Einfluss auf die Transpiration haben und das Arbeiten mit verschiedenen Individuen unter variierenden Bedingungen verschiedene Ergebnisse zeitigt, geht aus diesen Versuchen jedoch hervor, dass die Wirkung der Salze auf die Transpiration bei dem Halophyt Salicornia eine spezifische ist, d.h. dass die Wirkung des Salzes durch die Art des Salzes und nicht durch dessen osmotischen Wert bestimmt wird.

Vergleich mit schon bekannten Versuchen.

In der Literatur liegen nur wenige Daten über den Einfluss, den andere Salze (d.h. also nicht das NaCl) auf die Transpiration der Halophyten ausüben, vor.

Ruhland findet bei seinem Objekt, Statice Gmelini, dass das KCl die Transpiration in höherem Masse als das NaCl vermindert. Bei meinen Versuchen zeigte sich dagegen bei Salicornia fast kein Einfluss dieses Salzes.

Schratz stellt fest, dass das NaCl eine stärkere Wirkung als eine Steigerung der Nährflüssigkeitskonzentration hat. Die Konzentrationen sind bei diesen Versuchen ziemlich niedrig.

§ 25. *Problem der physiologischen Trockenheit im Zusammenhang mit dem spezifischen Einfluss der Salze auf die Transpiration.*

Wie schon erwähnt wurde, kommen alle Forscher zu dem Ergebnis, dass bei Zunahme des NaCl im Boden die Wasserabgabe abnimmt. Beinahe alle Forscher schreiben dies einer gehemmten Wasseraufnahme durch die Wurzel zu; hierbei wird dann die Hemmung meistens als eine osmotische angesehen.

Die spezifische Wirkung des NaCl und der anderen Salze stimmt hiermit nicht überein. Es wäre nämlich nicht einzusehen, weshalb z.B. das KCl osmotisch eine andere Wirkung auf die Wasseraufnahme ausüben würde als das NaCl.

Es wäre noch zu untersuchen, worauf dann die Wirkung des NaCl (und der anderen Salze) zurückzuführen ist. Es müsste also festgestellt werden, ob das NaCl in anderer Weise die Wasseraufnahme beeinflusst, so dass dieser Prozess der primäre Faktor für die gehemmte Wasserabgabe sein würde, oder aber, ob das Salz im Boden die Wasseraufnahme überhaupt nicht beeinflusst, die beschränkte Transpiration also keine primäre Bedeutung für die Halophyten haben würde und nur eine sekundäre Folge der Wirkung dieses Salzes auf das Transpirationssystem sein würde, ohne weiter von grosser Wichtigkeit zu sein.

KAPITEL V.

SALZAUFNAHME UND WURZELATMUNG.

§ 26. *Einleitung.*

In der neueren Literatur wird die Wurzelatmung immer mehr mit der Salzaufnahme und der Akkumulation in Zusammenhang gebracht. Die Zellen sind nämlich imstande in ihren Vakuolen Salze in einer höheren Konzentration als in der äusseren Flüssigkeit aufzuspeichern.

Für diese Prozesse würde Arbeit erforderlich sein, und die dafür benötigte Energie müsste durch die Atmung erzeugt werden.

Nachstehende Forscher sind es, die einen Zusammenhang zwischen Aufnahme und Atmung annehmen, wobei die Atmung als Energiequelle betrachtet wird. Die Atmung wird dabei stets als CO_2-Abgabe und nicht als O -Aufnahme gemessen. Dies geschieht aus praktischen Gründen und zwar, weil ihre Methoden letzteres nicht zulassen, während auch eine CO_2-Bestimmung im allgemeinen leichter ist.

Als ersten möchte ich S t e w a r d c.s. nennen. Diese Forscher haben den Einfluss der Atmungsintensität auf die Aufnahme von KBr an in Scheiben geschnittenen Geweben, meistens Kartoffeln, untersucht. Sie benutzten gerade dieses Salz, weil das Br normalerweise nicht in den Geweben vorkommt,

so dass die Aufnahme leichter zu bestimmen ist, während es ausserdem sehr schnell und leicht aufgenommen wird. Die Aufnahme ist unter verschiedenen Bedingungen, meistens unter verschiedener O_2-Zufuhr zu den Geweben, untersucht worden. Der Einfluss der O_2-Spannung äussert sich in der Atmung. Bei einer niedrigen Spannung steht die Atmung in direktem Verhältnis zu der O_2-Zufuhr, bei einer höheren Spannung ist sie jedoch nur wenig von dieser abhängig.

Parallel zur Atmungsintensität verläuft die Aufnahme des Br-Ions und, insofern bestimmt, auch die des Kations K. Bei sehr niedriger O_2-Spannung gibt es keine Aufnahme mehr, auch nicht unter anaerobem Zustand. In beiden Fällen findet wohl noch eine Abgabe von CO_2 durch die Gewebe statt. Die Aufnahme nähert sich also eher seinen Nullwert als die CO_2-Ausscheidung. Nach oben hin steigert sich sowohl die Atmung als die Aufnahme. Aus der gefundenen Parallelität schliesst S t e w a r d , dass die Aufnahme durch das „general level of respiration" bestimmt wird. Erfährt dieses aus irgendwelchem Grunde eine Veränderung, dann folgt auch die Salzaufnahme.

Jedoch genügt ein hoher Stoffwechsel an sich nicht, eine Aufnahme zu ermöglichen. Es stellte sich bei den von S t e w a r d angestellten Versuchen heraus, dass es Gewebe gibt, die unter den günstigsten Verhältnissen einer O_2-Zufuhr zwar eine hohe Atmung, jedoch keine Aufnahme zeigen, u.a. bei Apfel und Birne. Dies sind Gewebe, die im Gegensatz zu der Kartoffel z.B. bei einer Verwundung keine Wachstumerscheinungen zeigen.

Bei letzterer finden unter den Versuchsbedingungen einschneidende Veränderungen statt, die zu Zellenteilung und Wachstum führen. Besitzen Gewebe diese Fähigkeiten für een weiteres Wachstum nicht mehr, dann findet auch keine Aufnahme mehr statt.

Die *Möglichkeit* eines weiteren Wachsens ist nach S t e w a r d von primärer Bedeutung und nicht das weitere Wachstum an sich, wodurch u.a. das Volumen des Organs und der Vakuolen vergrössert wird. Bei der Kartoffel kommt es meistens nicht zu einer Zellenteilung; sie besitzt nur die Fähigkeit zur Regeneration.

„It is significant that, without the more fundamental *ability* to grow and divide, even the unusually high respiration of the sugarrich tubers will not alone suffice to bring about accumulation "(S t e w a r d Ann. Rev. 1935).

Mit Rücksicht auf die Resultate anderer Forscher und deren diesbezüglicher Auslegung weise ich darauf hin, dass, obgleich S t e w a r d diese „Fähigkeiten zu weiterem Wachstum" immer als einen wesentlichen Faktor für die Salzaufnahme nennt, dies nur eine parallele Erscheinung ist, und mit dem eigentlich bestimmenden Faktor nicht identisch zu sein braucht. Auch S t e w a r d weist in einer Abhandlung (Ann. Rev. of Biochem, 1935), beiläufig darauf hin: „but they lack some more fundamental attribute (wichtiger als die hohe Atmung) of which the capacity to grow and divide is the best indication at present available" (p. 536).

Bei einem anderen Objekt, den Wurzeln von Hordeum, gelangen H o a g l a n d & B r o y e r (1936) zu demselben Ergebnis. Auch hier beeinflusst die O_2-Zufuhr zu den Wurzeln die Atmung und parallel hierzu die Aufnahme des KBr. Andere die Atmung beeinflussende Faktoren, wie Temperatur, Zeit u.a., haben eine derartige Wirkung auf die Aufnahme der Salze.

R o s e n f e l s (1935) untersuchte die Aufnahme von KBr bei Elodea-Zweigen. Er variierte verschiedene äussere Faktoren (O_2-Zufuhr, Temperatur) und beobachtete deren Einfluss auf Atmung und Salzabsorption. Er kam dabei zu denselben Schlüssen wie die oben genannten Forscher.: „When initialy similar samples are compared under various intensity levels for a given factor, absorption and respiration are found to respond in the same general

manner" ... „an induced rise or fall in the rate of respiration is closely but not exactly paralleled by a similar rise or fall of bromide absorption" (p. 517).

Die allgemeine Folgerung dieser Gruppe von Forschern ist folgende.

Es besteht eine Beziehung zwischen Atmung und Salzaufnahme; sind die Bedingungen für erstere maximal, so ist dies auch für letztere der Fall. Der Einfluss auf Anionen und Kationen ist gleich. Bei niedriger O_2-Spannung oder unter anaeroben Verhältnissen erfolgt immerhin wohl noch eine CO_2-Abgabe, aber es findet keine oder keine nennenswerte Aufnahme mehr statt. Der Einfluss der O_2-Zufuhr ist ihrer Ansicht nach kein direkter, jedoch er bestimmt die *allgemeine Aktivität* der Zellen und beeinflusst dadurch die Absorption: „Salt absorption seems to vary with the general level of respiration" (S t e w a r d, Ann. Rev. 35, p. 540.

L u n d e g å r d h & B u r s t r ö m 1933, 1935, 1937, weichen in einigen Punkten von den schon erwähnten Forschern ab. Sie untersuchten die Aufnahme einiger Salze bei Weizenwurzeln. Auch hier ist deutlich zu sehen, dass bei geringerer O_2-Zufuhr zu den Wurzeln, sowohl die Atmung als die Absorption abnimmt. Im Gegensatz zu anderen Forschern, wiesen sie wohl Aufnahme unter anaeroben Verhältnissen nach, sei es denn auch in viel geringerem Masse als unter günstigeren Bedingungen der O_2-Zufuhr. Das wichtigste Ergebnis ist jedoch folgendes.

Aus den Versuchen folgt, dass die Wurzelatmung aus zwei Komponenten besteht. An erster Stelle aus der sog. Grundatmung(R_g). Darunter versteht L u n d e g å r d h: „die Summe derjenigen Atmungsvorgänge, die in dem Organ unabhängig von der Anionaufnahme vor sich gehen". Neben dieser R_g kommt eine Atmung, die mit der Aufnahme von Anionen verbunden ist, vor. Dies ist die sog. Anionen-Atmung, die eine Folge der durch die Zelle bei der Aufnahme und Akkumulation der Anionen geleisteten Arbeit ist. „Die Anionen-Atmung ist ein Ausdruck für die Akkumulierungsarbeit" (L u n d e g å r d h). Durch quantitative Bestimmung der Aufnahme und Atmung (gemessen als CO_2) findet L u n d e g å r d h, dass überdies ein festes Verhältnis zwischen der Aufnahme eines Anions und der Anion-Atmung besteht. Dieses wird gegeben in einem Faktor k, der von L u n d e g å r d h folgendermassen definiert wurde: „k ist ein Ausdruck für die Relation CO_2/Anionen und besagt, wieviel Kohlensäure für jedes aufgenommene Anion ausgeatmet wird". Der k-Wert ist für ein gewisses Anion unter bestimmten Verhältnissen konstant; so fand z.B. L u n d e g å r d h für Cl den Wert k = 3, d.h. für jedes aufgenomene Cl-ion wird von der Wurzel nächst der Grundatmung 3 Mol CO_2 abgegeben.

Die gefundene Total-Wurzelatmung (R_t) wird ausgedrückt durch die Formel:

$$R_t = R_g + k \,.\, A$$

Hierin bedeutet A die Aufnahme des Anions.

Diese Formel gilt auch unter anaeroben Verhältnissen.

Die Anionenatmung ist nach L u n d e g å r d h eine völlig andere als die Grundatmung. Hinsichtlich der Aufnahme von *Kationen*, kann L u n d e g å r d h einen derartigen Zusammenhang zwischen Atmung und Aufnahme nicht finden. Das Fehlen einer Kation-Atmung wird auch noch durch andere Versuche unterstützt. Aus einer Bikarbonat-Lösung werden zwar Kationen aufgenommen, aber selbstverständlich keine Anionen. In einer derartigen Lösung bleibt die Atmung die gleiche, gleichgültig ob viel oder wenig Kationen aufgenommen werden. Hieraus folgt das Fehlen einer nachweisbaren Kation-Atmung.

An den Auffassungen L u n d e g å r d hs wurde von den ersterwähnten

Forschern auf Grund ihrer durch Versuche erzielten Resultate und ihrer Bedenken gegen die Methode von Lundegårdh & Burström (vgl. z.B. Ann. Rev. 1935) starke Kritik geübt.

Hinsichtlich der Anion-Atmung vertreten sie folgenden Standpunkt:

Steward: „and the theory of „Anion-Atmung" seems unproven. Saltabsorption seems to vary rather with the general level of respiration, which is determined by variables other than salt accumulation (oxygen, temp., sugarcontent etc.) rather than with a special component of it due to the presence of salts". (Ann. Rev. of Biochem, 1935, p. 540).

Hoagland: „The same broad conclusions seems to apply to every kind of tissues so far studied with reference to the relation between respiration and salt accumulation, namely, that CO_2 production (aerobic) by tissues capable of marked salt accumulation, reflects metabolic activities essential to this process, but without a stochiometric relation between amount of salt accumulated and amount of CO_2 produced" (1936, p. 487).

Bei allen genannten Forschern hat das CO_2 an sich für die Aufnahme untergeordnete Bedeutung. Es ist nur ein *Mass* für die Energie-Verwandlung in der Zelle und den Organen. Bei der noch folgenden Gruppe fällt die energetische Seite des Problems weg und wird aller Nachdruck auf das CO_2 selbst gelegt. Bei diesen Betrachtungen kann das durch die Atmung erzeugte CO_2 durch jede beliebige CO_2-Quelle ersetzt werden..

Osterhout verwendet das erzeugte CO_2 oder andere organische Säuren für pH-Unterschiede, die dann die Aufnahme hervorrufen würden. In Modellen ersetzt er das Atmungs-CO_2 durch einen Gasstrom des CO_2. Bei dieser Betrachtungsweise über die Aufnahme tritt also die Bedeutung der Atmung als Energiequelle nicht mehr in Erscheinung.

Nach Brooks & Briggs sind die H- und HCO_3-Ionen, die durch die Atmung in der Zelle gebildet wurden, für den Austauschmechanismus, wobei diese gegen andere Ionen ausgetauscht werden, erforderlich. Auch bei ungleicher Aufnahme der Ionen spielen die erwähnten Ionen eine Rolle in der Erhaltung des Gleichgewichts der Ionenbilanz.

Ohne Zweifel wird das CO_2 in einer oder in mehreren der obengenannten Funktionen bei der Salzaufnahme eine Rolle spielen. Dennoch, sind die erwähnten Theorien nicht imstande die Tatsachen zu erklären, die bei den Versuchen über die Salzaufnahme auftreten. Aus den Versuchen von Steward, Hoagland, Lundegårdh geht deutlich hervor, dass die energetische Seite der Atmung die wichtigste ist. Auch meine Versuche weisen darauf hin.

§ 27. *Kontroverse* Lundegårdh-Steward. *Kritische Betrachtung der Ausführungen* Stewards.

Von grossem theoretischem Interesse für das Problem der Salzaufnahme ist die Frage, ob die Salzaufnahme ausschliesslich mit der Wurzelatmung parallel läuft (Steward), oder ob ein bestimmter Teil der Atmung mit der Salzaufnahme zusammenhängt (Anionenatmung) und in einem bestimmten Verhältnis zu dieser Salzaufnahme steht (Lundegårdh).

Auf Grund ihrer Versuchen bestreiten Steward & Hoagland die Auffassungen Lundegårdhs über die Anionenatmung.

Lundegårdh betrachtet diese anderen Ergebnisse und das Nichtfinden der Anionenat- mung als Folge des Arbeitens mit anderen Objekten und der von diesen Forschern angestellten Methode. Ein eventuell ungünstiges Verhältnis zwischen Atmung und Anionenatmung habe dazu beitragen können, dass letztere nicht gefunden wurde.

Um zu einer richtigen Folgerung zu gelangen, ob die Anionenatmung bei den von Steward & Hoagland benutzten Objekten nicht vorkommt, oder ob das negative Ergebnis nur der Versuchstechnik zuzuschreiben ist, ist es notwendig genau zu prüfen, welchen Bedingungen genügt werden muss, um eine etwaige Anionenatmung nachweisen zu können. Erst dann ist zu entscheiden, ob Methode oder Objekt, oder beide, Ursache der Differenzen zwischen beiden Richtungen sind.

Zunächst muss gleichzeitig die Anionenaufnahme und die Totalwurzelatmung bestimmt werden. Dieser Bedingung wurde nicht bei allen Versuchen auf diesem Gebiete entsprochen.

Die Grundatmung muss selbstverständlich während der Versuchsdauer konstant bleiben; überdies muss sie bestimmt werden können. Diese Beständigkeit ist nur zu erreichen, wenn man die äusseren Verhältnisse im gleichem Masse konstant hält. Möglicherweise ist der Zustand selbst dann noch nicht stationär und bleibt R_g bei jedem Objekt noch nicht genügend konstant. Auf jeden Fall wird dies bei den zu benutzenden Objekten untersucht werden müssen. Unter gleichbleibenden Verhältnissen der anderen Faktoren muss dann die Anionenaufnahme, z.B. durch Veränderung der Konzentration in der äusseren Flüssigkeit, variiert werden.

Besteht die Anionenatmung, dann wird die Atmung variieren mit einem Betrag, der von der Anionenaufnahme A und dem Faktor k abhängt.

Steward c.s. haben nun den Einfluss verschiedener Faktoren auf die Atmung und die Salzaufnahme untersucht. Sie änderten immer einen äusseren Faktor wie: O_2-Spannung, Temperatur, und prüften den Einfluss des Zeitfaktors. Dabei stellte sich heraus, dass diese sowohl auf die Atmung als auf die Salzaufnahme Einfluss hatten. Aus diesen Versuchen kann noch nicht geschlossen werden, dass ein bestimmter Teil der Totalatmung mit der Salzaufnahme zusammenhängt.

Durch genannte Faktoren ändert sich auch immer die R_g, sodass sich bei diesen Versuchen aus der Totalatmung nie die Existenz beider Komponenten herausstellen kann. Noch weniger ist es möglich, sie quantitativ zu bestimmen. Nur wenn die R_g konstant ist und bleibt, während jedoch die Salzaufnahme variiert (z.B. durch Konzentrationsänderungen, die dann keinen Einfluss auf die R_g haben dürfen), nur dann ist aus den Versuchen die Existenz der Anionenatmung festzustellen, und können die beiden Unbekannten bestimmt werden.

Ausserdem wird das Objekt noch einer anderen Bedingung genügen müssen. Um kräftiger atmen zu können, z.B. bei einem etwaigen Einfluss der Aufnahme, musz mehr O_2 und meherere Kohlehydrate, oder andere Subtrate, zur Verfügung stehen. Diese müssen also im Überfluss vorhanden sein, so dass sie nicht zu einschränkenden Faktoren werden, und sie bestimmen die Gesamtmenge CO_2, die abgegeben werden kann, und nicht das totale aus R_g und k.A bestehende Bedürfnis des Organes oder der Zelle. Wenn dies wohl der Fall ist, z.B. bei O_2-Mangel durch niedrige O_2-Spannung, dann wird die R_t bei einer Salzaufnahme nicht durch Anionenatmung steigen können, sondern konstant bleiben. Die Salz-Aufnahme wird dadurch vermindert und findet auf Kosten anderer Prozesse statt, d.h. die R_g wird mit einem gleichen Betrag vermindert.

Nur bei wenigen Versuchen hat Steward (1933) die äusseren Verhältnisse unverändert beibehalten und nur die Salzaufnahme in den einander folgenden Versuchen dadurch verändert, dass er die Konzentration des K Br, in die die verschiedenen Gewebegruppen kamen, verschieden gewählt hat. Vorausgesetzt, dass bei diesen verschiedenen Versuchen die R_g für jede Gewichtseinheit die gleiche ist, würde hier, durch die gefundene ungleiche Salz-

aufnahme, die Total-Atmung per Gewichtseinheit Unterschiede aufweisen müssen, die durch die eventuell vorhandene Anionenatmung, nl. k.A, hervorgerufen wurden.

S t e w a r d findet keine höhere CO_2-Abgabe bei höherer Aufnahme des Br. Die Tendenz einer höheren Atmung, die S t e w a r d wohl bei stärkerer Salzaufnahme findet, hält er nicht für hinreichend, da die Unterschiede innerhalb der Fehlergrenze fallen.

Dennoch ist aus diesem Versuch nicht zu schliessen, dass bei diesem Objekt keine Anionenatmung vorliegt, noch weniger, dass diese überhaupt nicht vorkommt.

Das Nichtfinden dieser Atmung ist seinem Material zuzuschreiben, und die Versuche schliessen nicht aus, dass sogar bei diesem Objekt eine Anionenatmung auftritt. Durch Eigentümlichkeiten dieser Gewebestückchen ist nämlich die O_2-Zufuhr zu den Zellen ein einschränkender Faktor, wodurch die Totalatmung nicht steigen kann; die Totalatmung ohne Aufnahme wird schon durch die O_2-Zufuhr beschränkt. S t e w a r d findet nämlich, dass bei seinen Gewebestückchen nur die Oberflächenzellen durch kräftigere Atmung reagieren. Diese Zellenschicht ist etwa 4 Zellen dick, wenn sie sich in intensiv mit Luft durchströmtem Wasser befinden. Dieses beschränkte reagieren wird „by the inabilaty of oxygen to penetrate the mass of cells" (S t e w a r d) verursacht. Die Zahl der reagierenden Zellen wird also durch die Diffusionsgeschwindigkeit des O_2 in den Geweben, und sicher auch durch den Verbrauch unterwegs, bestimmt. Die tiefer liegende Zellen bekommen beinahe kein O_2, weil durch die beschränkte Beförderungsgeschwindigkeit die an der Oberfläche liegenden Zellen alles O_2 schon verbrauchen. Bei einem Gewebestückchen ist also das O_2 immer der beschränkende Faktor, und bestimmt die Gesamtmenge des ausgeschiedenen CO_2. Es ist also wahrscheinlich, dass die äussere Zellenschicht und eine oder mehrere darunter liegende Schichten genügend O_2 erhalten um ihrem Energiebedarf in Wasser decken zu können. Ist für irgendeinen zusätzlichen Prozess, in diesem Fall die etwaige Anionenatmung, gesteigerte Atmung pro Zelle, also mehr O_2-Verbrauch, erforderlich, dann wird die erste Zellenschicht wohl noch hinreichend O_2 bekommen um diesem grösseren Verbrauch genügen zu können. Vielleicht wird die Beförderungsgeschwindigkeit noch gross genug sein um noch weitere Schichten mit O_2 zu versehen. Die darunter liegenden Zellen werden durch den Mehrverbrauch der oberen Schichten weniger zu ihrere Verfügung haben und also weniger atmen können; auch wird die Tiefe der reagierenden Zellenschichten dadurch beeinflusst werden können, d.h. geringer werden. Wenn also bei Salzaufnahme erhöhte Atmung erforderlich ist, werden bei diesem Objekt die Oberflächenzellen mehr CO_2 abgeben. Auf Grund obiger Ausführungen wird die Gesamtmenge nicht steigen da diese Steigerung auf Kosten der tiefer gelegenen Zellen erfolgt. Es ist also möglich, dass eine Anionenatmung besteht, dass diese jedoch bei den Versuchen S t e w a r d s durch die Dicke der verwandten Gewebestückchen, im Zusammenhang mit der Beförderungsgeschwindigkeit des O_2, nicht in Erscheinung tritt. Es entspricht also völlig der Erwartung, dass S t e w a r d keinen oder fast keinen Einfluss einer gesteigerten Aufnahme findet.

Bei den Versuchen mit einer niedrigeren O_2-Spannung als die der Luft ist dies in noch höherem Masse der Fall.

Erst wenn man mit sehr dünnen, z.B. nur einige Zellen dicken, Scheiben arbeiten würde, würde die O_2-Zufuhr nicht mehr einen beschränkenden Faktor bilden, und würde dann eine eventuelle Anionenatmung nachgewiesen werden können.

§ 28. *Fragestellung.*

Die Prozesse, die bei der Salzaufnahme auftreten, machen sich bei Halophyten in extremen Masse geltend. Die Halophyten wachsen auf äusserst salzhaltigem Boden mit hohem osmotischem Wert. Die meisten (wenn nicht alle) nehmen diese Salze, namentlich NaCl, in hoher Konzentration auf, um ihren osmotischen Wert mit dem der Umgebung in Übereinstimmung zu bringen. Während ihres Lebens nehmen sie also im Vergleich zu Glykyphyten mengenmässig viel Salze auf.

An den natürlichen Standorten treten manchmal auch starke Steigerungen in diesem Salzgehalt auf. Durch schnelle Aufnahme grosser Mengen NaCl regeln dann diese Halophyten ihren osmotischen Wert, ermöglichen so die osmotische Wasseraufnahme, und halten hierdurch ihre Wasserbilanz im Gleichgewicht. (In diesen Fällen könnte auch eine Einschränkung der Transpiration mitwirken die Wasserbilanz in Ordnung zu halten, vor allem, wenn die Steigerung im Salzgehalt des Milieus kurze Zeit dauert).

Viele Salzpflanzen nehmen also während ihres Lebens, manchmal in kurzer Zeit, viel Salze auf. Dies hat für die Wurzelatmung Konsequenzen zur Folge, weil, wie in nachstehender Untersuchung dargetan wird, die Aufnahme von Salzen nach dem Prinzip Lundegårdhs verläuft, d.h. für jede Aufnahme von Salz wird, ausser der gewöhnlichen Atmung der Wurzel, wenn diese kein Salz aufnimmt, eine bestimmte Menge CO_2 ausgeschieden.

Die Folgen für die Halophyten können dann sein:

1. Die Wurzelatmung ist im Vergleich zu der der Glykyphyten gross, da die Salzaufnahme viel grösser ist, und also der Faktor k . A die Atmung stark steigert, wenn die Konstante k denselben Wert hat wie bei den bisher untersuchten Pflanzen. Dass die R_g bei Halophyten einen niedrigeren Wert haben würde als bei Glykyphyten, ist nicht zu erwarten.
2. Die Wurzelatmung ist von derselben Grössenordnung wie bei Glykyphyten; in diesem Falle muss k in Hinsicht auf den k-Wert bei Nicht-Halophyten klein sein. Der Faktor k . A ist dann gering, und steigert die Atmung selbst bei grosser Aufnahme nur wenig.

Der Zweck dieser Untersuchung ist nun zu prüfen, wie die Wurzelatmung sich bei Halophyten im Zusammenhang mit der Salzaufnahme verhält, ob diese also hoch ist (1. Fall), oder ob die Salzaufnahme die Atmung nur wenig steigert. (2. Fall).

In ersterem Falle werden an die O_2-Zufuhr zu den Wurzeln hohe Anforderungen gestellt, vor allem während der schnellen Konzentrationssteigerungen im Milieu. Bei vielen Halophyten ist dies nicht

der Fall, vor allem nicht bei denjenigen, die auf Schlick- oder Schlammboden wachsen. Salicornia wächst oft auf schlecht durchlüftetem Schlickboden. Diese Böden sind in geringer Tiefe schwarz durch das FeS, ein Beweis, dass darin eine sehr geringe O_2-Spannung herrscht. Aus genannten Gründen ist die zweite Möglichkeit die wahrscheinlichste.

Von vornherein braucht dies nicht für alle salzaufnehmenden Halophyten zu gelten, z.B. nicht für diejenigen, die nicht auf einem O_2-armen Boden vorkommen. Die Möglichkeit besteht immerhin, dass es wohl einige Halophyten gibt, die durch einen hohen k-Wert eine hohe CO_2-Abgabe haben und die trotzdem auf O_2-armem Boden vorkommen, die aber besondere anatomische oder morphologische Anpassungen besitzen, die eine bessere O_2-Zufuhr zu den Wurzeln ermöglichen, z.B. durch Luftwurzeln bei Mangrove. Auch wird unter diesen ungünstigen Verhältnissen eine O_2-Zufuhr zu den Wurzeln vom Blatt aus erfolgen können; infolgedessen könnten auch Luftkanäle und interzellulare Räume eine Rolle spielen.

§ 29. *Methodik.*

Um einen etwaigen Zusammenhang zwischen Ionenaufnahme und Wurzelatmung finden zu können, musz man gleichzeitig die Salzaufnahme und die Atmung, bzw. entweder die CO_2-Abgabe oder die O_2-Aufnahme, oder beide,

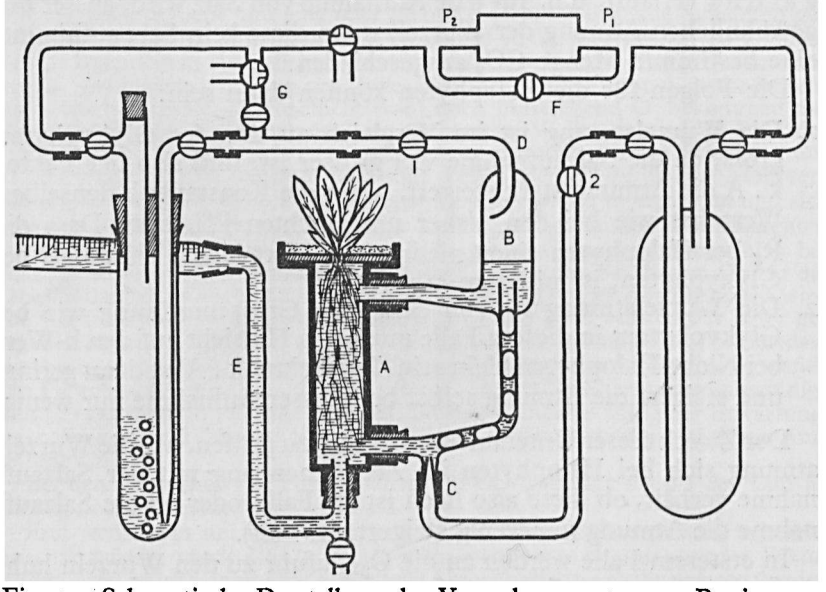


Fig. 31. Schematische Darstellung der Versuchsapparatur zur Bestimmung der Wurzelatmung. Erklärung im Text.

mengenmässig bestimmen. Überdies muss die O_2-Zufuhr zu den Wurzeln hinreichend sein. Im Prinzip ist hierfür die Methode Lundegårdhs angewandt; die Apparate sind jedoch einigermassen geändert worden.

Die Wurzeln kommen in ein Zirkulierungsgefäss (s. Fig. 31). Dieses besteht aus einem grösserem Gefäss A und einem engeren Teile B (s. Abbildung). Für das Gefäss A benutzte ich einen rechteckigen emaillierten Behälter mit nachstehenden Abmessungen: 7,5 × 2 × 7,5 cm. Diese Form hat einen kleinen Inhalt, während trotzdem viel Raum vorhanden ist um Pflanzen darauf zu setzen. Hierdurch ermöglicht es sich, die Aufnahme in der äusseren Flüssigkeit zu bestimmen, weil dann das Verhältnis der aufgenommenen Menge zu der gesamten Menge in der Lösung günstiger wird. Der Behälter wird durch einen durchlöcherten Deckel, auf den die Pflanzen kommen, abgeschlossen. Das Ganze wird mit Kakaobutter luftdicht abgeschlossen. Als Deckel gebrauchte ich Schiefer, weil dieser sich bei einer Berührung mit Wasser nicht wirft. Metalle scheinen mir weniger geeignet, da diese möglicherweise angegriffen werden, wodurch aufgelöste Metallteilchen die Wurzel beeinflussen könnten. Der Behälter wird immer ganz mit Wasser oder Lösung gefüllt.

Der zweite Teil B besteht aus einer Glasröhre, die mit dem Hauptbehälter durch zwei schräg laufende Röhrchen, die in einer Diagonale des rechteckigen Behälters ausmünden, verbunden ist.

In den unteren Teil mündet noch ein Röhrchen *C* mit einer feinen Spitze aus. Durch dieses Röhrchen wird Luft gedrückt, die den Apparat wegen der Neigung der Verbindunggsröhre durch die Röhre *B* bei *D* verlässt. Durch diesen dauernden Luftstrom entsteht durch diese beiden Verbindungsröhrchen eine kräftige Wasserzirkulation in dem Behälter A und in B. In B wird dem Wasser durch den Luftstrom O_2 zugeführt; das gebildete CO_2 strömt gleichzeitig ab. Die Wurzeln werden auf diese Weise sehr reichlich mit O_2 versehen, während das CO_2 entfernt wird.

Luftzirkulation.

Durch Verwendung einer *luftdichten* Pumpe ist es möglich, ein geschlossenes Zirkulationssystem für die Luft zu konstruieren. Es besteht dann die Möglichkeit, ein *bestimmtes* kleines Volumen Luft mittels der Pumpe in dem Apparat umlaufen zu lassen, was für die CO_2-Bestimmung grosse Vorteile hat, vor allem aber da hierdurch die Bestimmung der verbrauchten O_2-Menge ermöglicht wird.

Da Kolbenluftpumpen an ihren Kolbenstangen nicht immer ganz abschliessen, ist eine kolbenlose Saug- und Druckpumpe verwendet worden. Diese ist nach einem Prinzip, das in der Tierphysiologie gebräuchlich ist, hergestellt, und kennt diesen Nachteil nicht. Die Ausführung der benutzten Pumpe ist sehr einfach und kann für viele andere Versuche angewandt werden. So hat z.B. Fernandes in seinen pflanzenphysiologischen Untersuchungen eine derartige Pumpe benutzt (s. Fernandes Diss. 1932). Eine ausführlichere Beschreibung dieser Pumpe ist hier denn auch wohl angebracht [1].

Ein Stückchen sehr biegsamer Gummischlauch wird etwa 200 mal pro Minute zusammengedrückt; hierdurch wird jedes Mal eine Menge Luft weggedrückt; ein gleiche Menge wird aber durch den sich immer wiederholenden Drucknachlass wieder angesaugt. Durch Anordnung zweier Ventile bekommt man eine Pumpe, die an der einen Seite ca. 200 × pro Minute eine geringe Luftmenge ansaugt und diese nach der anderen Seite wieder fortdrückt. Die

[1] Das Ganze ist nach einem mir von Herrn Prof. Dr. A. K. M. Noyons wohlwollend zur Verfügung gestellten Modell.

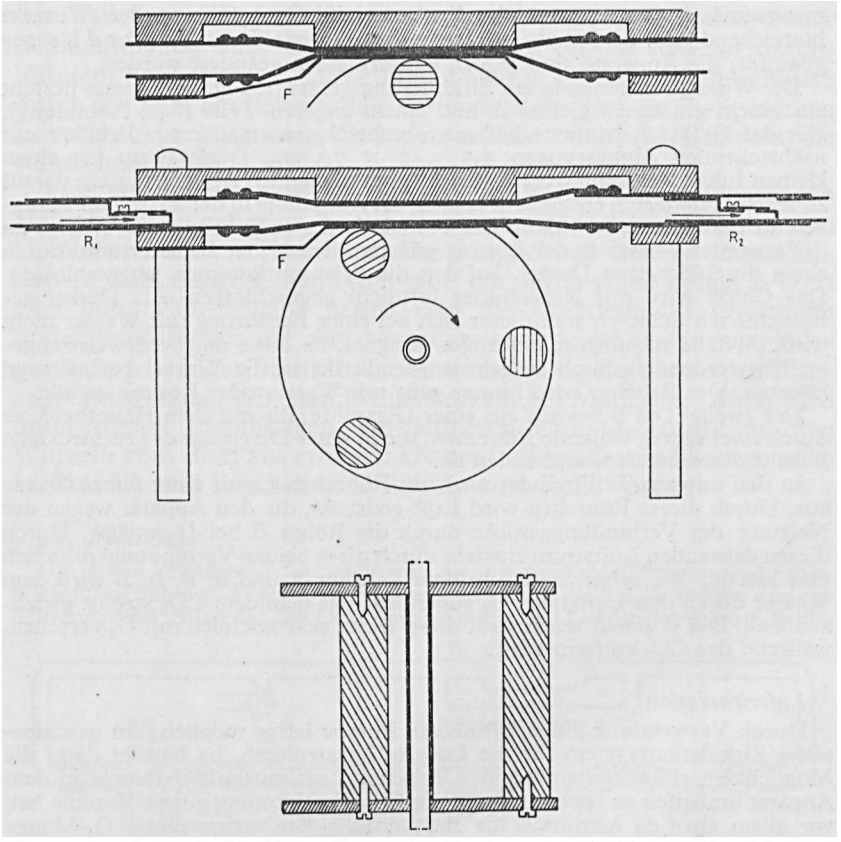


Fig. 32. Schematische Darstellung der Luftpumpe. Erklärung im Text.

Konstruktion der Ventile ist in Fig. 32 angegeben. Beide sind in den Röhrchen R_1 und R_2, an die der Gummischlauch befestigt worden ist, passend angeordnet. Das Zusammendrücken erfolgt durch eine Feder F, die durch eine sich drehende Scheibe immer wieder hochgedrückt wird. Durch mehr oder weniger starkes Zusammendrücken des Gummischlauches ist die Stärke des Luftstromes regelbar. Dies ist ebenfalls durch Regelung der Umdrehungsgeschwindigkeit zu erreichen. Für weitere Einzelheiten verweise ist auf die Zeichnungen.

Diese Pumpe ermöglicht auf *unbeschränkte Zeit* eine intensive Luftzirkulation durch den luftdicht abgeschlossenen Apparat. Ausserdem hat die Pumpe noch den Vorteil, dass durch den schnellen Wechsel zwischen Ansaugen und Fortdrücken geringer Luftmengen fast keine Spannungen in dem System vorkommen. Der Apparat arbeitet, ohne dass der Behälter *A* abgeschlossen zu sein braucht. Dies ist ein grosser Vorteil, da an der Stelle die meiste Aussicht auf etwaige Undichtheit besteht. Es ist nämlich ziemlich schwierig die Pflanzen mit Kakaobutter gut abzudichten.

Die Luftzirkulation ist in Fig. 31 dargestellt. Die Luft verlässt die Pumpe bei P_1 und durchströmt eine Gasflasche. Diese kann mit 2 Hähnen abgeschlossen werden und hat in erster Linie die Aufgabe, die gewünschte Gesamtmenge zirkulierende Luft zu regeln. An zweiter Stelle kann man durch Analyse dieser Luft den O_2-Verbrauch bestimmen (s. O_2-Bestimmung). Danach gelangt die Luft bei C in das Zirkulationsgefäss und verlässt dieses bei *D*. Diese CO_2 enthaltende Luft durchströmt dann eine Waschflasche mit einer Barytlösung, in der sie vom CO_2 befreit wird, und kommt dann bei P_2 wieder in die Pumpe zurück.

Um im Apparat und in dessen Umgebung ungefähr die gleiche Spannung zu erhalten, ist mit der Kapillare *E* eine mit Wasser gefüllte Bürette verbunden. Diese ist am Ende offen und beinahe wagerecht so angeordnet, dasz fast kein Über- oder Unterdruck in dem Apparat entstehen kann. (Die Mitte steht also ungefähr in gleicher Höhe wie die obere Seite des Behälters *A*). Bei Druckschwankungen, z.B. durch den O_2-Verbrauch, wird das Wasser in Röhre *B* steigen oder sinken. Diese muss also genügend weit sein, damit bei einem grossen O_2-Verbrauch das Wasser in dieser Röhre nur wenig steigen wird.

Dieser Apparat hat einige Vorteile vor dem Lundegårdhs. Bei letzterem wird der benötigte Gasstrom aus einem Vorratsbehälter gedrückt und in einem luftleer gepumpten Kolben wieder aufgefangen. Durch Zwischenschaltung von Kapillären und einem elektromagnetischen Ventil kann er die Geschwindigkeit des Luftstromes regeln. In der gesammelten Luft wird dann das CO_2 bestimmt.

Diese Anordnung hat einige Nachteile. Zunächst ist die Luftmenge durch das Volumen des Rezipienten beschränkt, was sich bei längerer Versuchsdauer geltend machen kann. An zweiter Stelle kann man die O_2-Aufnahme durch die Wurzeln nicht bestimmen, weil das Luftvolumen in Bezug auf die Abnahme des O_2-Gehaltes viel zu gross wird. Ausserdem benötigt man kostspielige Ventile und gute Luftpumpen.

Die allererste Frage ist, ob der von mir benutzte Apparat den an ihn gestellten Anforderungen genügt, d.h. ob die O_2-Zufuhr zu den Wurzeln hinreichend ist. Um dieses zu prüfen, habe ich in das Zirkulationsgefäss ausgekochtes Wasser gebracht und das noch in dem Wasser vorhandene O_2 nach der Methode Winklers[1] bestimmt. Danach ist die Pumpe während verschieden langer Zeiten in Tätigkeit gesetzt und das Wasser wieder auf seinen O_2-Gehalt untersucht worden. Es stellte sich heraus, dass nach 5 Minuten das Wasser mit der O_2-Spannung der Luft im Gleichgewicht war. Die während dieser Zeit in das Wasser gebrachte O_2-Menge entspricht ungefähr dem stündlichen Verbrauch der Wurzeln. Die Kapazität der O_2-Zufuhr übertrifft also den Verbrauch wohl zehnmal. Ausserdem ergibt sich aus den CO_2-Bestimmungen im Wasser, dass sehr wenig CO_2 zurückbleibt; alles CO_2, was sich gebildet hat, wird also abgeführt. Auch dieses deutet auf eine intensive Durchlüftung des Wassers bei den Versuchen, da sonst viel mehr des leichtlöslichen CO_2 in der Flüssigkeit zurück bleiben würde. Auch wenn einmal mit vielen Wurzeln gearbeitet wurde, erwies sich die Kapazität ausreichend, so dass bei der geringeren Menge von Wurzeln in den Versuchen die Durchlüftung sicherlich mehr als hinreichend ist.

Der Apparat war in einem Zimmer mit konstanter Temperatur aufgestellt, so dass alle äusseren Verhältnisse, unter denen die Versuche stattfanden, die gleichen waren. Die Pflanzen wurden während der Versuche mit Neonlicht beleuchtet und blieben während sehr langer Zeit in sehr gutem Zustande; bei

[1] S. Treadwell.

einem Versuche blieben die Pflanzen sogar 3 Wochen im Apparat, ohne dass eine merkbare Beschädigung eintrat.

Transpirationsbestimmung.

Mit dem beschriebenen Apparat kann die Transpiration während der Versuchsdauer bestimmt werden. Die schon beschriebene Bürette funktioniert wie ein Potometer; wenn man nämlich das Wasser in der Röhre *B* vor und nach dem Versuch auf ein bestimmtes Niveau bringt, kann man den Wasserverlust auf der Bürette ablesen. Man muss besonders darauf achten, dass das Gefäss *A* vollständig mit Flüssigkeit gefüllt bleibt; denn bei einem Unterdruck wird, falls Gefäss *A* nicht vollständig durch die Kakaobutter luftdicht abgeschlossen ist, Luft angesaugt. Die Abdichtung ist ziemlich schwierig, vor allem, wenn Über- oder Unterdruck im Apparat entstehen kann; auch wird dann gelegentlich Flüssigkeit hinausgedrückt.

CO_2-Bestimmung.

1) In der Gasphase.

Das mit dem Luftstrom mitgeführte CO_2 durchströmt eine Waschflasche mit Baryt und wird hier gebunden. Das Zuflussrohr endet, zur Erzielung kleiner Gasblasen, in eine feine Spitze. Meistens gebrauchte ich 30 ccm 0,06 N Ba $(OH)_2$; gelegentlich bei vielen und grossen Wurzeln 0,1 N. Das Titrieren mit HCl von gleicher Konzentration vor und nach dem Versuch, ermöglicht die Bestimmung der Menge CO_2.

Da immer dieselbe Luft zirkuliert, braucht man nicht zu befürchten, dass nicht alles CO_2 beim Durchströmen durch die Barytlösung sofort gebunden wird. Am Ende des Versuches kann man, wenn man sicher gehen will, dass alles CO_2 gebunden ist, die Luft mit Ausschaltung des Zirkulationsgefäss noch längere Zeit zirkulieren lassen. Zu dem Zweck wird 1_1 unmittelbar mit 2_2 verbunden.

2) In der Flüssigkeit.

In der Lösung bleibt meistens noch ein wenig CO_2 (z.B. als Bikarbonat) zurück. Dieses ist nach der Methode von van Slijke, nämlich gasvolumetrisch, bestimmt (s. Peters and v. Slijke). Hierzu ist für die Bestimmung höchstens 5 ccm erforderlich. Durch Abwiegen ist bestimmt, welcher Teil der Gesamtmenge hierfür benutzt worden ist. Die Bestimmungen erfolgten in zweifacher Ausführung. Das benutzte Wasser wurde vor den Versuchen erst ausgekocht, und das noch zurückgebliebene CO_2 in derselben Weise untersucht.

O_2-Bestimmung.

Der O_2-Verbrauch der Wurzeln ist auf folgende Weise zu bestimmen.

Bei einem Anfangsvolumen V, einem Druck P und einer Temperatur T (273 + t) beträgt der vorhandene Sauerstoff, bei einem Gehalt g, und bei O°C. und 760 mm Q.S.:

$$V \cdot \frac{P}{760} \cdot \frac{273}{T} \cdot g \text{ cmm} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (1)$$

Am Ende des Versuches, wenn das Volumen V', der Druck P', dieTemperatur T' und der Sauerstoffgehalt g' ist, beträgt das O_2-Volumen:

$$V' \cdot \frac{P'}{760} \cdot \frac{273}{T} \cdot g' \text{ ccm} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (2)$$

Der Unterschied zwischen (1) und (2) ist demnach der Sauerstoffverbrauch:

$$\frac{V \cdot P}{T} \cdot \frac{273}{760} \cdot g - \frac{V' \cdot P'}{T'} \cdot \frac{273}{760} \cdot g' \quad \ldots\ldots \quad (3)$$

Nun ist V′ durch O_2-Verbrauch und Barometerschwankungen nicht dem Anfangsvolumen V gleich. Dieses Volumen kann jedoch nicht ohne Störung der O_2-Bestimmung bestimmt werden. (s. Volumenbestimmung).

Das Endvolumen V′braucht aber, wenn wir uns die Tatsache zunutze machen, dass die N_2-Menge sich während des Versuches nicht ändert, nicht bekannt zu sein.

Am Anfang ist das N_2-Volumen, bei O°C. und 760 mm Q.S.:

$$V \cdot \frac{P}{760} \cdot \frac{273}{T} \cdot (1 - g) \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (4)$$

am Ende des Versuches beträgt es:

$$V' \cdot \frac{P'}{760} \cdot \frac{273}{T'} \cdot (1 - g') \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad (5)$$

Beide Mengen sind einander gleich, woraus folgt, dass

$$\frac{V' \cdot P'}{T'} = \frac{V \cdot P}{T} \cdot \frac{1 - g}{1 - g'}.$$

Setzt man in der Formel (3) den Wert von $\frac{V' \cdot P'}{T'}$ ein, dann wird die den O_2-Verbrauch angebende Formel:

$$\frac{V \cdot P}{760} \cdot \frac{273}{T} \cdot \frac{g - g'}{1 - g}$$

Bekannt müssen also sein: V, P und T am Anfang des Versuches, und die O_2-Gehalte g und g′ am Anfang und Ende des Versuches. Der Sauerstoffgehalt der Luft zu Beginn ist gleich dem der Atmosphäre und also bekannt (eventuell zu kontrolieren). Die Bestimmung des Endwertes g′ erfolgt durch Analyse des in der Luftflasche befindlichen Gases nach der volumetrischen Methode von van Slijke (s. Peters and v. Slijke).

Volum-Bestimmung.

Für die O_2-Bestimmung ist es erforderlich das Luftvolumen zu messen, welches mittels der Pumpe zirkuliert. Die Bestimmung des Volumens durch Abwiegung stösst hier auf viele Schwierigkeiten, u.a. durch die komplizierte Form des Ganzen und ausserdem durch die vielen Schlauchverbindungen, die während der Bestimmung gelöst werden müssen, das Volumen also immer wieder etwas ändern. Es ist daher besser das Volumen vor jedem Versuch zu messen. Aus diesem Grunde ist eine andere Methode gewählt worden. Es wird nun ein bekanntes Volumen in den Apparat gedrückt und die Druckänderung gemessen [1]. Zur Erzielung einer gleichmässigen Druckverteilung sind einige Verbindungen erforderlich. So muss die Pumpe kurzgeschlossen werden können, da die Ventile einen Druckausgleich verhindern. Dies geschieht dann durch die Röhre *F*, dessen Hahn, der während des Versuches selbstverständlich geschlossen ist, jetzt offen ist. Auch die Flüssigkeit in der Waschflache ist Ursache, dass nicht überall gleiche Drücke entstehen. Deshalb ist die Ver-

[1] s. Handbuch der Biol. Arbeitsmethode, Ab. IV, 10, S. 264.

bindung *H* gemacht worden. An den Dreiweghahn in dieser Verbindung ist der Apparat, mit dem die Luft hineingepresst und die Drucksteigerung gemessen wird, angeschlossen.

Durch Drucksteigerung um etwa 20 cm W.-S. tritt bei den Pflanzen oft eine Undichtigkeit auf. Dieser Übelstand wird behoben durch die Hähne 1 und 2; diese werden dann geschlossen und das Volumen Luft, welches also einer Bestimmung nicht unterliegt, wird durch Wiegen bestimmt. Dieser Teil ändert sich nicht und kann also jedesmal als ein Festwert zu dem gefundenen Volumen addiert werden. Es muss jedoch erwähnt werden, dass das Wasser in dem Rohr *B* immer die gleiche Höhe haben muss, was ja auch für die Transpirationsbestimmungen notwendig ist.

Cl-Bestimmung.

Das Cl ist quantitativ in der Pflanze oder in der Flüssigkeit bestimmt worden nach einer bei Peters und v. Slijke beschriebenen Methode (S. 835).

Die Aufnahme des Na ist nicht bestimmt worden; es wurde jedoch angenommen, dass die Menge NaCl, die aufgenommen wird, der Cl-Aufnahme entspricht. Aus der Aschenanalyse geht hervor, dass beide Ionen in ungefähr gleichen Mengen in dem Halophyt vorhanden sind. Daraus ist unter gewissem Vorbehalt zu schliessen, dass beide in äquivalenten Mengen aufgenommen werden. Doch muss ich darauf hinweisen, dass z.B. aus der Analyse von v. Eijk und auch der von Steiner folgt, dass die Pflanze beide Ionen nicht in völlig äquivalenten Mengen enthält. Auch gibt es viele Versuchsergebnisse, die beweisen, dass die Aufnahme der beiden Ionen eines Salzes nicht äquivalent zu sein braucht. Man kann jedoch wohl die NaCl-Aufnahme der Cl-Aufnahme annähernd gleichsetzen, vor allem in jenen Lösungen, die nur NaCl enthalten.

SO_4-Bestimmung.

Das SO_4 ist nach einer abgeänderten Methode Øllgaards bestimmt worden. Es kann mit einer $BaCl_2$-Lösung von bekannter Konzentration, mit Na-Rhodizonsäure als Indikator, titriert werden. Der erste Überschuss des $BaCl_2$ ergibt einen roten Niederschlag des Ba-Rhodizonats und verursacht einen Farbumschlag von gelb in rot. Die Methode ist ziemlich einfach, wenn man mit reiner Lösung arbeitet. Die Methode ist von Øllgaard für sehr geringe Mengen (bis c.a. 0,008 mg S) ausgearbeitet worden; darum wird auch aus einer Rehberg-Bürette titriert.

Nach einigen Abänderungen ist die Methode für grössere Mengen SO_4 jedoch gut anwendbar. Die dabei auftretenden Schwierigkeiten fanden vor allem ihren Grund in der Umschlagschärfe, da mit grösseren Flüssigkeitsmengen gearbeitet wurde.

Das Titrieren muss in einem Alkoholmilieu von ca. 80 % ausgeführt werden, da sonst der Umschlag nicht scharf ist. Øllgaard fand, dass sich bei dieser Konzentration und bei 65°C., 1 c.m.m 1/50 n-$BaCl_2$ schon eine deutlich rote Färbung zeigt. Es stellte sich mir heraus, dass die Alkoholkonzentration von grosser Bedeutung für diesen Umschlag war; die Konzentration darf sich nicht durch das Titrieren ändern, was wohl der Fall ist, wenn man der Vorschrift nach das $BaCl_2$ in Wasser löst. Die Konzentration ändert sich ja dann mit der SO_4-Menge, und dies beeinflusst den Blankowert und die Umschlagschärfe. Ich habe deshalb das $BaCl_2$ in 80 %igem Alkohol gelöst.

Auch das zu bestimmende SO_4 wird in 80 %igem Alkohol gelöst, z.B. dadurch, dass zunächst die Lösung eingedampft wird und dann durch Zusatz

von 96 %igem Alkohol die erforderliche Konzentration erreicht wird. Hierbei muss man vor allem darauf achten, dass alles Sulfat sich noch im Alkohol löst.

Der Indikator wird in der wässerigen Flüssigkeit schnell zersetzt. Auch dies verursacht Schwierigkeiten, da nach kurzer Zeit soviel Indikator ausgeschaltet ist, dass immer mehr Indikator zugefügt werden muss. Dieses much auch die Umschlagschärfe in ungünstigem Sinne veränderen. Die Zersetzung wird fast völlig behoben, wenn die Lösung im Dunkeln gehalten und durch Eis gekült wird. (Die Zersetzung muss wahrscheinlich dem Licht zugeschrieben werden).

Nach ø l l g a a r d muss das Titrieren in einer neutralen Lösung erfolgen. Bei seiner Methode kommt ein Tropfen 0,1 n-NaOH in die Lösung. Es zeigte sich mir, dass die Laugenmenge wichtig ist. Nimmt man einen Tropfen, dann stellt sich heraus, dass die Menge zu gross und ausserdem nicht immer gleich ist. Darum wurde aus einer Kapillare immer genau eine gleiche Menge Lauge zu der SO_4-Lösung hinzugefügt. Diese Menge ist durch einen Versuch festgestellt worden. Ein Zuviel oder ein Zuwenig ergeben Schwierigkeiten beim Endpunkt.

TABELLE 2.

SO_4 Bestimmung nach einer abgeänderten Methode von øllgaard in einer Stammlösung von Na_2SO_4.

Titrationswerte pro $\frac{1}{2}$ cc Stammlösung	durchschnittlich	Na_2SO_4 gefunden	Na_2SO_4 gegeben
2,545 cc $BaCl_2$ 2,585 2,558 2,582 2,560	2,566 cc $BaCl_2$	3,422 mg	3,430 mg

Auch der Endpunkt wies erst einige Schwierigkeiten auf. Der Farbumschlag ist von gelb nach rot; die rote Färbung rührt vom Ba-Rhodizonat her. Gegen Ende färbt sich die Lösung aber mehr rotbraun statt rot, wahrscheinlich dadurch, dass der Indikator den $BaSO_4$-Niederschlag absorbiert. Dennoch ist nach einiger Übung der Farbumschlag genau zu bestimmen. Man muss darauf achten, dass die rote Färbung am Anfang immer wieder verschwindet. Gute Ergebnisse sind dadurch erzielt worden, dass man erst nur einen Tropfen Indikator nimmt und damit bis gegen den Endpunkt titriert. (Die rote Färbung bleibt dann ein Moment erhalten). Erst dann wird ein neuer Tropfen Indikator hinzugefügt; die Lösung färbt sich nun wieder tief gelb; nun wird weiter titriert bis die rote Färbung bestehen bleibt. Der Niederschlag trübt den Endpunkt. Lässt man die Lösung einen Augenblick stehen, dann hat nach dem Absetzen des Niederschlages die Flüssigkeit eine hellrote Farbe angenommen. Dieses Verfahren wurde immer zur Kontrolle angewandt. Die Titrationswerte stimmen dann genügend überein (s. Tabelle 2).

KAPITEL VI.

BESTIMMUNG DER SALZATMUNG.

§ 30. *Versuche.*

Mit dem oben beschriebenen Apparat ist zunächst untersucht worden, ob ein Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung

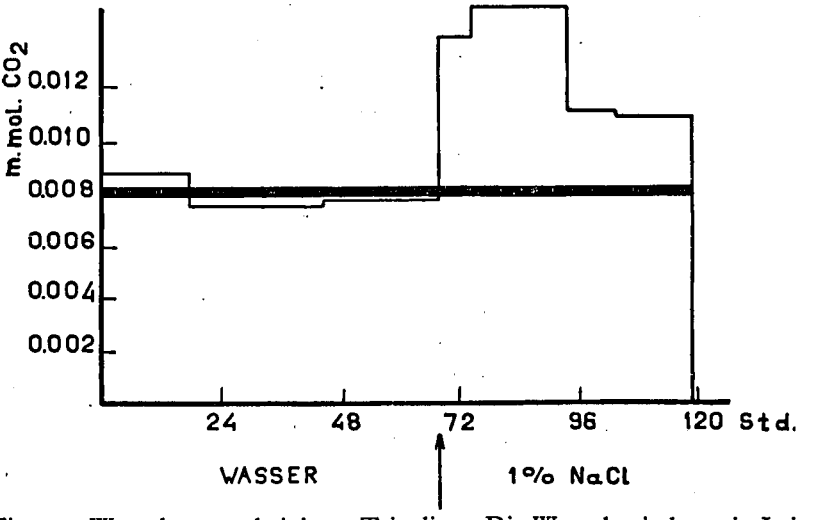


Fig. 33. Wurzelatmung bei Aster Tripolium. Die Wurzeln sind erst in Leitungswasser und ab Pfeil in einer 1-procentigen NaCl-Lösung gehalten. Die dick gedruckte Linie zeigt die mittlere CO_2 Ausscheidung im Leitungswasser.

besteht und ob dieser durch die gebrauchte Methode nachgewiesen werden kann.

Zu dem Zweck ist erst die Wurzelatmung von 15 jungen Asterpflanzen untersucht worden, während die Wurzeln sich in Leitungswasser befanden (s. Fig. 33). Unter den gleichbleibenden äusseren Umständen ergab sich längere Zeit eine konstante CO_2-Abgabe. Danach wurde NaCl in 1 %iger Konzentration hinzugefügt. Die Wasseraufnahme wird nun durch diese Konzentrationssteigerung gehemmt. Gleichzeitig findet eine starke Salzaufnahme, die in späteren Untersuchungen mengenmässig bestimmt wird, statt.

Die Folgen dieser Aufnahme auf die Wurzelatmung sind erheblich. Die CO_2-Abgabe steigt bis zum Doppelten an, während alle übrigen Verhältnisse die gleichen geblieben sind.

Dass die gesteigerte Atmung wirklich eine Folge der Aufnahme ist, nur während der Aufnahme auftritt und keine Folge des stimulierenden Einflusses dieses Salzes auf diesen Prozess ist, geht aus dem folgenden Versuch klar hervor. In diesem Versuch wurde die Atmung während längerer Zeit und unter verschiedenen Verhältnissen untersucht.

Für diese Untersuchung wurden ziemlich grosse Pflanzen benutzt. Zunächst wurden die Wurzeln einige Zeit in Leitungswasser ge-

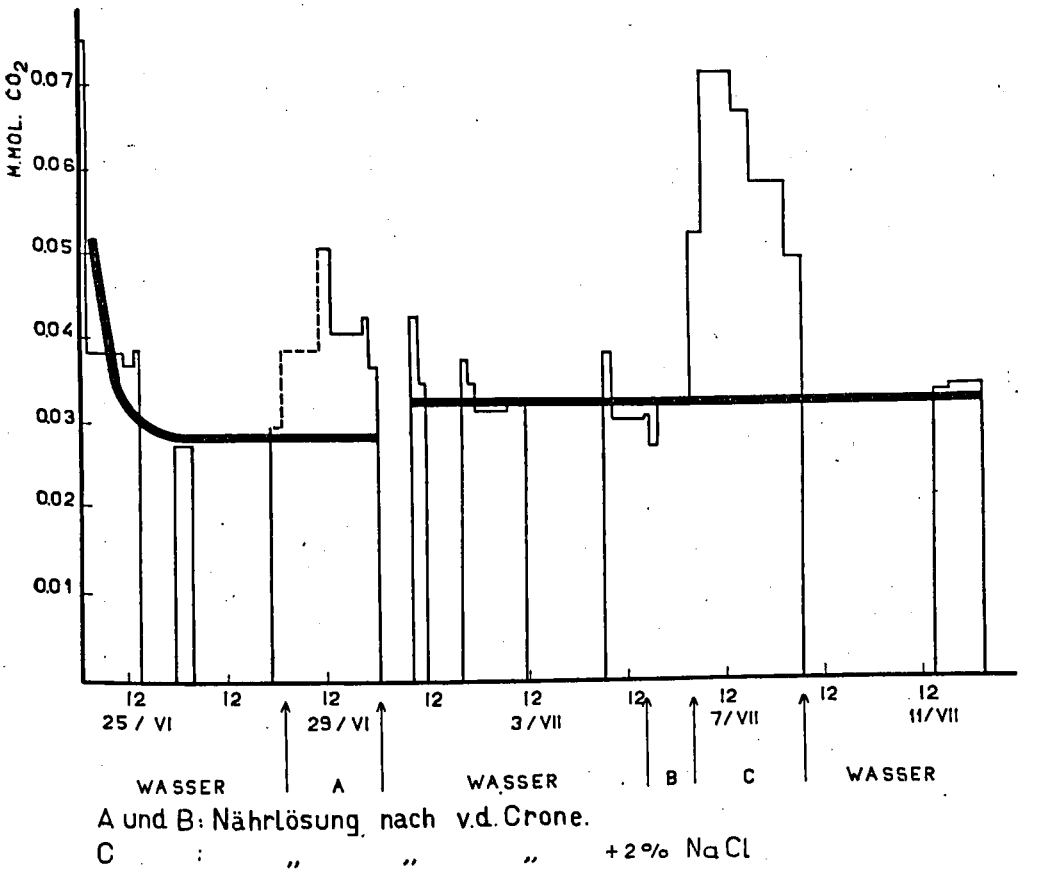


Fig. 34. Wurzelatmung bei Aster Tripolium. Angegeben sind: die Atmungsintensität während der einzelnen Beobachtungen, sowie die mittlere Atmungsintensität in Leitungswasser (dicke Linie) vor und nach der Pflanzen in der v. d. Crone-Lösung gestehen haben (s. weiter den Text).

halten, danach in einer Nährlösung von v. d. Crone, während später noch NaCl bis zu einer Konzentration von 2 % zu dieser Lösung hinzugefügt wurde. Der ganze Versuch dauerte ziemlich lange, nämlich vom 24. Juni bis zum 13. Juli.

Der Atmungsverlauf ist in Fig. 34 graphisch dargestellt worden. Die CO_2-Abgabe ist während den ersten Stunden ziemlich hoch, was wohl der Behandlung der Pflanze während des Überbringens in den Apparat zuzuschreiben ist. Hernach sinkt die Atmung etwas und erreicht einen konstanten Wert. Nach etwa 4 Tagen wurden die Wurzeln in eine v. d. Crone-Lösung gebracht. Die Bestimmung der Atmung in den darauf folgenden 19 Stunden ist teilweise misslungen, weil die Pumpe während dieser Versuchsdauer eine unbekannte Zeit ausgesetzt hat. Der ermittelte Durchschnittswert pro Stunde ist also bestimmt zu niedrig (in der Kurve durch eine punktierte Linie dargestellt); dennoch weist dieser hinsichtlich der Intensität in Leitungswasser eine erhebliche Steigerung auf. In der anschliessenden Beobachtung ist die Atmung viel intensiver und weist in Bezug auf die Atmung in Wasser eine Steigerung um 70 % auf, um danach wieder zu sinken. Nach dem Zurückbringen der Wurzeln in Leitungswasser erreicht die Atmung wieder einen konstanten Wert, der jedoch etwas höher ist als vor der Hinzufügung der Nährsalze.

Wir sehen also, dass die Atmung sogleich stark zunimmt, wenn die Wurzeln in eine Nährlösung gebracht werden. Dies muss wohl einer Salzaufnahme zugeschrieben werden. Offenbar haben sich die inneren Umstände für die Wurzeln geändert, denn es zeigt sich ein bleibender Einfluss auf die Atmung, nachdem die Lösung durch Wasser ersetzt worden ist. Die Ursache ist entweder Wachstum oder Einfluss der Ionen auf die Grundatmung, die beide durch die aufgenommenen Ionen verursacht wurden.

Dass die erste Steigerung sich nicht durch eine äussere Veränderung, die durch die Nährlösung verursacht wurde, erklären lässt, erhellt wohl die Tatsache, dass bei einem zweiten Hineinstellen der Wurzeln in dieselbe Lösung während einer *kürzeren* Zeitspanne, sich die Atmung weder während dieses Verbleibens in der Lösung, noch danach, nicht änderte. Während dieser Zeit ist die Salzaufnahme wahrscheinlich sehr gering und hat keinen merklichen Einfluss auf die CO_2-Abgabe. Als diese von reichhaltigem Nährboden stammenden Pflanzen zum ersten Mal in die Lösung gebracht wurden, haben sie zwar etwas aufgenommen, was auch aus den Veränderungen in der Atmung während und nach der Aufnahme hervorgeht. Es braucht uns nicht wunder zu nehmen, dass bei diesen nicht schnell mehr wachsenden Pflanzen nach einer so kurzen Zeit keine merkliche Aufnahme mehr statt findet.

Die Steigerung der CO_2-Abgabe während des Verbleibens in der Lösung ist viel grösser als die bleibende Steigerung der Grundatmung; während der Aufnahme findet also eine Sonderatmung statt.

Sodann wurde zu der v. d. Crone-Lösung NaCl bis zu einer Konzentration von 2 % hinzugefügt. Durch den hohen osmotischen Wert dieser Lösung waren die Pflanzen nicht imstande während der ersten Zeit genügend Wasser aufzunehmen, um ihre Wasserbilanz im Gleichgewicht halten zu können und verloren ihre Turgeszenz; diese stellte sich allmählich wieder her und nach 24 Stunden waren die Pflanzen wieder völlig turgeszent. An seinen natürlichen Standorten nimmt Aster NaCl auf um ihren osmotischen Wert der der Umgebung anzupassen. Bei Steigerung der Salzkonzentration nimmt sie, wie die meisten salzaufnehmenden Halophyten soviel NaCl auf, als der neuen Konzentration entspricht. Obgleich bei diesem Versuch die Cl-Aufnahme noch nicht bestimmt wurde, dürfen wir dennoch annehmen, dass auch hier NaCl zur Erhöhung des osmotischen Wertes der Zellen aufgenommen wurde. In späteren Versuchen ist dies quantitativ bestimmt worden. Für ein Halophyt ist im Gegensatz zu den meisten Nicht-Halophyten, die benutzte Konzentration nicht schädlich. Die Wurzelatmung zeigt während dieser Aufnahme einen charakteristischen Verlauf. Die Atmungsintensität steigt auf ein Maximum, welches mehr als 100 % höher liegt als vor dieser Zeit; dieses Maximum wird nicht unmittelbar erreicht. Langsam nimmt die CO_2-Abgabe wieder ab. Ersetzen wir die v. d. Crone-NaCl-Lösung wiederum durch Wasser, dann ergibt sich, dass die Atmung, im Gegensatz zu der Aufnahme von Nährsalzen aus einer v. d. Crone-Lösung, nach der Aufnahme des NaCl nicht beeinflusst worden ist. Die gesamte Mehratmung muss also der Salzaufnahme zugeschrieben werden.

Diese Versuche beweisen wohl deutlich, dass während der Aufnahme die Atmung über die Atmung im Wasser (Rg)hinaussteigt, die Pflanze also eine Salzatmung im Sinne Lundegårdhs zeigt.

Weiter weise ich darauf hin, dass die Atmung in Wasser während längerer Zeit konstant bleibt, also ein stationärer Zustand erreicht wird. Es ergibt sich, dass nach einer Unterbrehnung der O_2-Zufuhr die Atmung während der ersten Stunden immer höher ist. Dies wird wohl eine Rückwirkung auf die bessere O_2-Zufuhr oder aber auf eine schlechtere CO_2-Abfuhr in der vorhergehenden Zeit sein.

§ 31. *Anionen- und Salzatmung.*

Aus obenerwähnten Versuchen geht deutlich hervor, dass *während* der Aufnahme des NaCl die Wurzelatmung stark steigt, während die übrigen äusseren Verhältnisse (Temp.-Feuchtigkeit, O_2-Zufuhr usw.)

die gleichen geblieben sind. Wie sich später herausstellen wird, besteht weiter noch ein Zusammenhang zwischen der aufgenommenen Menge und der Sonderatmung. Hieraus muss gefolgert werden, dass diese Sonderatmung eine Folge der Aufnahme ist.

Nach Lundegårdh muss dieses nur der Aufnahme des Anions zugeschrieben werden. Bei seinem Objekt konnte er nämlich keinen Einfluss der Aufnahme der Kationen auf die Atmung nachweisen. Hieraus schliesst er, dass die Aufnahme beider Ionen auf grundsätzlich verschiedene Weise erfolgt, wobei also nur die Atmung bei der Aufnahme von Anionen eingreift, während diese ihrerseits endgültig die Aufnahme der Kationen verursachen (s.z.B. Naturwissenschaften 1935).

In wieweit die Auffassung Lundegårdhs hinsichtlich des Fehlens der Kationenatmung richtig ist, wird sich durch weitere Untersuchungen herausstellen müssen. Es ist meines Erachtens sehr gut möglich, dass beide Ionen in derselben Weise aufgenommen wurden, dass also auch eine Kationenatmung besteht, die dann bei dem Objekt Lundegårdhs sehr gering und aus diesem Grunde nicht nachzuweisen ist. Möglicherweise kann diese bei anderen Objekten wohl festgestellt werden [1].

Dass die Aufnahme von Salzen eine Extrawurzelatmung verursacht, wurde schon im vorstehenden nachgewiesen; ob diese nun ausschliesslich durch die Aufnahme des Anions bestimmt wird oder teilweise dem Kation zugeschrieben werden muss, wurde in diesen Versuchen nicht weiter untersucht. Da letzteres meiner Meinung nach sehr gut möglich ist, scheint es mir richtiger von „Salzatmung" zu sprechen. Unter „Salzatmung" verstehe ich denn auch jenen Teil der Totalwurzelatmung, der in unmittelbaren Zusammenhang mit der Salzaufnahme steht und eine Folge derselben ist.

Welcher Teil denn auch jeder der beiden Komponenten zugeschrieben werden muss, wird eine nähere Analyse erweisen müssen.

Mein Ausgangspunkt war das Halophytenproblem und die Frage, die ich mir stellte, war, ob bei Salzpflanzen die Aufnahme nach dem Prinzip Lundegårdhs verläuft. Vor allem war für mich die Grössenbestimmung dieser Salzatmung von Bedeutung, weil dies Konsequenzen für die Wurzelatmung dieser Pflanzen an ihren natürlichen Standorten mit sich bringt.

§ 32. *Bestimmung des k-Wertes.*

Aus den vorhergehenden Versuchen ergibt sich, dass für die Aufnahme das Prinzip Lundegårdhs gilt. d.h. dass bei der Auf-

[1] Sehe aber auch Lundegårdh 1939.

nahme eine Sonderatmung statt findet. Die Frage ist nun, ob auch ein quantitativer Zusammenhang zwischen der aufgenommenen Menge NaCl und der „Salzatmung" besteht, ob also ein k-Wert im Sinne Lundegårdhs vorhanden ist, der angibt, wieviel Moleküle CO_2 bei der Aufnahme eines Moleküls NaCl frei werden. Dies wurde in den nachstehenden Untersuchungen auf zwei verschiedene Weisen bestimmt.

Beide weichen mehr oder weniger von der Methode Lundegårdhs ab. Dieser bestimmte bei gleichen Gruppen von 15 Pflanzen die Totalatmung der Wurzeln, gemessen als CO_2, und die Aufnahme A. Dadurch, dass er mit sehr homogenem Material gearbeitet hat, war die R_g in den aufeinanderfolgenden Versuchen gleich. Die Aufnahme war aber verschieden, wodurch Unterschiede in der Totalatmung entstanden. Das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Atmung und Anionenaufnahme wird durch die empirische Formel ausgedrückt. Es versteht sich, dass die Pflanzengruppen möglichst gleichartig sein müssen, so dass die Unterschiede in der CO_2-Abgabe nur auf einer ungleichen Aufnahme beruhen und nicht durch Ungleichheiten in der R_g verursacht werden.

Es hat sich herausgestellt, dass es bei Aster schwer hält gleichartige Pflanzengruppen zu bekommen, d.h. Pflanzen mit gleicher R_g. (Um beide Unbekannte, R_g und k, aus der Formel errechnen zu können, sind mindestens zwei Versuche mit gleichen Pflanzengruppen erforderlich).

Im Gegensatz zu Lundegårdh habe ich darum die Versuche so eingerichtet, dass bei *einem* Satz der k-Wert bestimmt werden kann, so dass alle Faktoren, mit Ausnahme der Aufnahme gleich bleiben und also der Einfluss des k-Wertes in diesen Versuchen bestimmt werden kann.

Gleichzeitig wird hier den Bedenken Stewards gegen die Methode Lundegardhs Rechnung getragen nämlich dass die Anionenatmung aus Versuchen, die sich gegenseitig nicht vergleichen lassen, nachgewiesen ist und dass ausserdem den Anforderungen Stewards an derartige Versuche nicht genügt wird.

„If the result is to be of permanent value it must be certain that it is not fortuititous, and should be based upon evidence derived from parallel cultures which, except in the amount of absorption procured, are strictly comparable (as to age, previous nutrition, sugar content, absorbing surface)". (Ann. Rev. of Biochem 1935, p. 539).

Bei den aufeinanderfolgenden Versuchen brauchen die Pflanzen nicht gleichartig zu sein. Die Unterschiede in Grösse und Masse der Wurzeln usw. kommen in der Grundatmung zum Ausdruck. Der Faktor k muss dahingegen, wenn er reell ist, bei den verschiedenen

Versuchen wohl einen konstanten Wert haben, unter der Voraussetzung, dass die Verhältnisse den k-Wert nicht beeinflussen (z.B. Einfluss der Kationen, die ihn Lundegårdh nachgewiesen hat, Alter der Pflanzen oder Konzentration der Flüssigkeit, aus der die Aufnahme erfolgte, usw.). Bei meinen Versuchen wurden die äusseren Verhältnisse unverändert beibehalten. Das Alter und die Grösse der Pflanzen, sowie die Konzentration sind nicht immer gleich. Für weitere Abweichungen von der Methode Lundegårdhs verweise ich auf 1 und 2.

1. *Bestimmung der Konstante bei NaCl-Aufnahme aus hoher NaCl-Konzentration.*

Bei den Versuchen, bei denen die NaCl-Aufnahme aus einer *hohen* Konzentration erfolgt, muss die Aufnahme durch Analyse der Versuchspflanzen bestimmt werden; die aufgenommenen Mengen sind nämlich im Verhältnis zu der vorhandenen Mengen in der äusseren Flüssigkeit zu gering um in derselben bestimmt zu werden. Die Folge davon ist, dass bei einem Pflanzensatz die Totalatmung und die Aufnahme A nur einmal bestimmt werden können. Hieraus können die zwei Unbekannten, R_g und k, nicht gefunden werden. Die Bestimmung von R_g, einer der Unbekannten, muss der eigentlichen Versuchen vorangehen.

Aus den zuerst beschriebenen Versuchen ergab sich, dass die Atmung in der Nährlösung nach einiger Zeit einen konstanten Wert erreicht. Dieser Wert wird erreicht, nachdem die Steigung infolge der ersten Aufnahme vorbei ist. Der Zustand hat sich dann stabilisiert. Auch in destillierten Wasser erreicht die Atmung bald einen konstanten Wert. Diese unveränderliche Atmungsintensität wurde dann für die weitere Versuchsdauer als Grundatmung angenommen. Sodann wurde NaCl bis zu einer 1%igen Konzentration hinzugefügt. In dieser Lösung verbleiben die Pflanzen einige Zeit. Die totale CO_2-Abgabe wird gemessen; die NaCl-Aufnahme wird durch Cl-Analyse der Versuchspflanzen und der Kontrollepflanzen bestimmt. Jetzt sind R_g, die erhöhte Atmung und die Aufnahme A bekannt, aus denen sich nun k berechnen lässt. Der Versuch wurde einige Male in einer Nährlösung von v. d. Crone und auch von Keller wiederholt. Es wurden hierzu immer ziemlich grosse Asterpflanzen benutzt, so dass für jeden Versuch nur eine Pflanze gebraucht wurde. In beiden Lösungen ist die erhöhte CO_2-Abgabe, die Salzatmung, das Produkt der Aufnahme A und einer Konstante k. Dieser k-Wert ist, trotz der grossen Unterschiede in der R_g und der Aufnahme A bei den verschiedenen Versuchen, fast immer derselbe. s. Tabelle 3, 4A und 4B.

TABELLE 3.

Wurzelatmung bei Aster vor und während der NaCl Aufnahme aus einer Lösung mit hoher Salzkonzentration.

Versuchsdauer in Stunden	CO_2-Abgabe in m. mol		Bemerkungen
	Total	pro Stunde	
$16^1/_2$	0,867	0,053	Wurzeln in einer Nährlösung von Keller nach dem Konstant werden der Atmung in dieser Lösung.
$1^3/_4$	0,132	0,075	Nährlösung + NaCl (2%).
8	0,526	0,066	

Berechnung von k:
NaCl in den Pflanzen vor dem Versuch 0.394 m. mol
„ „ „ „ nach „ „ 0,738 „
NaCl-Aufnahme (A) 0,344 m. mol
Salzatmung (k.A) 0,143 „
k = 0,41

TABELLE 4A.

Wurzelatmung bei Aster vor und während der NaCl-Aufnahme aus einer Lösung mit hoher Salzkonzentration.

Versuchsdauer in Stunden	CO_2-Abgabe in m. mol		Bemerkungen
	Total	pro Stunde	
$16^1/_2$	1,208	0,073	Wurzeln in einer Nährlösung von v. d. Crone nach dem konstant werden der Atmung in dieser Lösung.
$7^1/_3$	0,567	0,077	Nährlösung + NaCl (1%)
16	1,383	0,086	
$6^1/_2$	0,546	0,084	

Berechnung von k:
NaCl in den Pflanzen vor dem Versuch 1,06 m. mol
„ „ „ nach „ „ 2,24 „
NaCl-Aufnahme (A) 1,18 m. mol
Salzatmung (k.A) 0,308 „
k = 0,26.

TABELLE 4B.

Versuchsdauer in Stunden	CO_2-Abgabe in m. mol		Bemerkungen
	Total	pro Stunde	
$5^1/_2$	0,286	0,052	Wurzeln in einer Nährlösung von v. d. Crone.
17	1,049	0,062	Nährlösung + NaCl (1%).
7	0,451	0,064	
17	1,023	0,060	
7	0,403	0,058	

Berechnung von k:
NaCl in den Pflanzen vor dem Versuch 0,89 m. mol
„ „ „ „ nach „ „ 1,90 „
NaCl-Aufnahme (A) 1,01 m. mol
Salzatmung (k.A) 0,432 „
k = 0,43

Um einen etwaigen Einfluss des Alters der Pflanzen und der Nährlösung zu untersuchen, wurde der Versuch noch einmal mit etwa 15 jungen Pflanzen in destillierten Wasser wiederholt. Auch hier wies die Konstante k beinahe denselben Wert auf (s. Tabelle 5).

TABELLE 5.
Wurzelatmung bei 15 jungen Pflanzen in destilliertem Wasser und in einer 1% NaCl-Lösung.

Versuchsdauer in Stunden	CO_2-Abgabe in m. mol		Bemerkungen
	Total	pro Stunde	
7	0,111	0,016	Wurzeln in dest Wasser.
$16^1/_2$	0,361	0,022	Wurzeln in 1%igem NaCl.
7	0,154	0,022	
$18^1/_2$	0,305	0,017	

Berechnung von k:
NaCl in den Pflanzen vor dem Versuch 0,68 m. mol
„ „ „ „ nach „ „ 0,92 „
NaCl-Aufnahme (A) 0,24 m. mol
Salzatmung (k.A) 0,160 m. mol
k = 0,67

Hinsichtlich einiger Versuchsergebnisse Lundegårdhs muss hier noch eine Bemerkung über die R_g-Bestimmung in diesen Versuchen gemacht werden. Aus seinen Versuchen stellte sich nämlich

heraus, dass die Wurzelatmung in destillierten Wasser nicht der Grundatmung, die er bei seinen Versuchen, wobei die Wurzeln sich in einer verdünnten Salzlösung befinden, gleichgesetzt werden darf.

Bei meinen Versuchen lässt sich aber kein nachweisbarer Unterschied in der Atmungsintensität der Wurzeln in Wasser oder in einer Nährlösung feststellen, d.h. wenn keine Aufnahme statt findet, wie dies bei dem zweiten Versuch verwirklicht wurde. (s. Fig. 34).

Dieser Unterschied tritt also bei meinen Versuchen nicht merkbar in Erscheinung, so dass hier die Atmung in destilliertem Wasser wohl der R_g in Salzlösungen gleichgesetzt werden darf. Überdies weise ich darauf hin, dass die Grundatmung meistens in einer Salzlösung (Nährölsung) bestimmt wurde. Auch bleibt der k-Wert unverändert, sei es, dass man die Atmung in Wasser oder dieselbe in einer Nährlösung als R_g annimmt.

In den noch folgenden Versuchen wurde die R_g völlig nach dem Prinzip L u n d e g å r d hs bestimmt, so dass bei diesen keine Bedenken gegen eine etwa unrichtig bestimmte R_g bestehen. Die Resultate dieser Versuche beweisen wohl, dass eine Bestimmung der genannten Grösse auf oben erwähnte Weise bei diesem Objekt erlaubt ist.

2. *Bestimmung der Konstante bei NaCl-Aufnahme aus niedriger NaCl-Konzentration.*

Bevor zur Besprechung dieser Versuche übergegangen wird, müssen einige Ergänzungen zu der Formel L u n d e g ä r d hs gegeben werden. Wenn man einen Pflanzensatz oder gleiche Pflanzensätze konstanten Bedingungen (Temp., Licht, Feuchtigkeit, O_2-Zufuhr, beinah konstante Salzkonzentration) unterzieht, dann wird sich nach einiger Zeit ein stationärer Zustand in der Pflanze einstellen, d.h. die Atmung und die Salzaufnahme müssen in der Zeiteinheit (während kürzerer Zeitabschnitte) unveränderlich sein. Die Formel L u n d e g å r d hs kann dann geschrieben werden:

$$R_t = R_g \,.\, t + k \,.\, A \,.\, t \qquad \text{oder}$$

$$\frac{R_t}{t} = R_g + k \,.\, A \qquad (2)$$

Bestimmt man nun bei diesem stationären Zustand die R_t und die Salzaufnahme während mehrerer Zeitabschnitte, dann bekommt man nach Gl. (2) ein System von Gleichungen, die sich alle als identisch herausstellen. Es ist dann also nicht möglich die Werte von R_g und k zu bestimmen. Wenn man diese unter unveränderlichen Verhältnissen, was natürlich notwendig ist, bestimmen will, dann kann dies

nur durch Änderung der Salzkonzentration erzielt werden, hierdurch wird die Aufnahmegeschwindigkeit, also der A-Wert, abgeändert. Dann können die beiden Unbekannten gefunden werden.

Trotz der Tatsache, dass es sich um dieselben Pflanzen handelt, die ausserdem unter gleichen Umständen untersucht wurden, ergibt sich, dass die Salzaufnahme nicht stationär ist: je Zeiteinheit werden aus derselben Konzentration ungleiche Mengen aufgenommen. Auch bei L u n d e g å r d h, der mit sehr gleichartigem Material arbeitete, war dies in den aufeinanderfolgenden Versuchen der Fall.

Möglicherweise spielen p_H-Änderungen eine Rolle, welche durch ungleiche Ionenaufnahme entstehen können. In diesem Zusammenhang muss bemerkt werden, dass bei meinen Versuchen die Aussenflüssigkeit fortwährend gewechselt wurde. Auch ergab sich aus einem Versuche, bei dem der p_H-Wert künstlich abgeändert worden war, dass Aster dies wieder ausgleicht. So sank z.B. der p_H-Wert von 8,8 auf 7,8; in einem anderen Falle stieg er von 5,0 schnell auf 6,8. Es hat demnach den Anschein, dass Aster den p_H-Wert auf einen bestimmten Wert zurückführt. Obgleich es hier also nicht strikt nötig ist, wurde die Aufnahme dennoch auch dadurch variiert, dass die Konzentration der Salzlösungen in den aufeinanderfolgenden Versuchen abgeändert wurde. Es ist nicht ausgeschlossen, dass dagegen bei anderen Objekten die Aufnahme wohl stationär ist; in diesem Falle muss obiges berücksichtigt werden, damit sich nicht identische Gleichungen ergeben. (in diesem Falle muss also die Aufnahme dadurch variiert werden, dass diese z.B. aus verschiedenen Konzentrationen erfolgt).

Dadurch, dass L u n d e g å r d h den Zeitfaktor nicht in der Formel aufgenommen hat, entstehen Schwierigkeiten, wenn man in den aufeinanderfolgenden Beobachtungen nicht gleiche Zeitabschitte innehält. In der Formel ist R_g die Grundatmung während der Versuchszeit; da er diese Zeiten alle gleich lang gewählt hat, entstehen dadurch keine Schwierigkeiten. Bei meinen Versuchen sind die Versuchszeiten, in denen die Aufnahme und die Atmung bestimmt wurden, nicht gleich, sondern betrugen meistens etwa 6 und 16 Stunden. In diesem Falle muss die Totalatmung als die Summe von R_g pro Zeiteinheit multipliziert mit der Zeit und von der Salzatmung betrachtet werden; letztere wird bestimmt durch die Aufnahme (Produkt der Aufnahme pro Stunde und der Zeit) und durch den Faktor k.

Die allgemeine Form der Formel muss also sein:

$$R_{tot.} = R'_g \,.\, t + k \,.\, A' \,.\, t$$

Hierin bezeichnen R'_g und A' die Grundatmung und die Aufnahme pro Stunde und t die Versuchsdauer in Stunden.

Versuche.

Diese Versuche wurden mit jungen Pflanzen, etwa 15 je Versuch, ausgeführt. Diese wurden zuerst in eine Lösung von 0,2 Millimol NaCl in etwa 125 ccm gebracht; die Aufnahme und die Totalatmung wurden während dieser Versuchszeit, meistens etwa 6 und 16 Stunden, bestimmt. Sodann fand derselbe Vorgang in einer Lösung von 0,4 Millimol, 0,6 und 0,8 Millimol pro 125 ccm statt. Die NaCl-Aufnahme wurde durch Cl-Analyse in der Aussenflüssigkeit bestimmt. Letztere wurde also jedesmal gewechselt und die ursprüngliche Konzentration wiederhergestellt. Bei einem Pflanzensatz erhalten wir also mehrere Daten (meistens etwa 8) für A und die Totalatmung R_t. Hieraus lassen sich dann die R_g und der k-Wert errechnen aus einer Formel, die für die Lösung dieser Unbekannten aus mehreren Gleichungen gebräuchlich ist [1].

Ich weise darauf hin, dass hier die Daten mit einem Pflanzensatz gefunden wurden. Dies steht im Gegensatz zu Lundegårdh, der diese Werte bei mehreren, äusserst gleichartigen Pflanzen in aufeinanderfolgenden Versuchen bestimmte.

In Tabelle 6 ist ein vollständiger Versuch dargestellt.

TABELLE 6.

Wurzelatmung und NaCl-Aufnahme aus einer Lösung mit niedrigem Salzkonzentration.

Zeit in Stunden	NaCl-Aufnahme in m. mol	CO_2 gefunden in m. mol			Total CO_2 berechnet nach der Formel	Abweichung der gefundenen Werte
		in der Luft	in der Lösung	Total		
16	0,064	0,271	0,056	0,327	0,330	+ 0,003
6	0,049	0,110	0,03	0,140	0,125	— 0,015
16	0,108	0,343	0,008	0,350	0,333	— 0,017
6	0,082	0,130	0,031	0,133	0,128	— 0,005
16	0,116	0,274	0,034	0,308	0,331	+ 0,023
18½	0,115	0,360	0,047	0,407	0,388	— 0,019

R_g berechnet aus der Formel = 0,0203 m. mol CO_2 pro Stunde.
k „ „ „ „ = 0,076

[1] E. T. Whittaker, G. Robinson. The calculus of observations. S. 210. London 1926.

Es zeigt sich, dass auch bei Aufnahme aus einer geringeren Konzentration die Konstante einen geringen Wert hat und fast denselben als den in einer konzentrierteren Lösung gefundenen Wert aufweist. Die äussere Konzentration hat also keinen oder jedenfalls nur einen geringen Einfluss. Ein ähnlicher Versuch ergab den Wert $k = 0{,}25$. Aus den früher erwähnten Versuchen fanden wir die Werte:

$$k = 0{,}43;\ 0{,}41;\ 0{,}26;\ 0{,}67.$$

§ 33. *Variation der k-Werte.*

Die Werte der Konstante gehen, absolut betrachtet, ziemlich stark auseinander. Dies braucht uns nicht wunder zu nehmen, da der Einfluss der NaCl-Aufnahme auf die Atmung sehr gering ist. Dies traf vor allem zu bei den letzten Versuchen, bei denen durch die niedrige Konzentration die Aufnahme gering ist. Hierdurch ist eine genaue Bestimmung des k-Wertes nicht gut möglich. Möglicherweise wird dieser Wert auch noch durch verschiedene Faktoren, die bei den aufeinanderfolgenden Versuchen nicht immer konstant waren, beeinflusst, wie z.B. Alter, Grösse der Pflanzen, Wachstumsbedingungen der Pflanzen (Jahreszeit), Einfluss der Nährlösung.

Ob die genannten Faktoren den k-Wert variieren, müsste durch weitere Versuche dargetan werden.

Dass der Wert der Konstante nicht unter allen Umständen der gleiche ist, folgt aus den Versuchen Lundegårdhs. Dieser findet nämlich, dass das vorhandene Kation den k-Wert des Anions beeinflusst. Bei Cl variiert dieser unter Einfluss der verschiedenen Kationen von 2,8 bis 4,9 (bei Aufnahme aus HCl ist k : 9,8); bei NO_3 schwankt der Wert zwischen 1,5 und 3,2 (bei HNO_3 : 4,9).

Für das Studium dieser Variation des k-Wertes und ihrer Ursachen ist Aster aber nicht ein geeignetes Objekt, weil der Einfluss der NaCl-Aufnahme, die Salzatmung, gering ist. Eine nähere Betrachtung der Tabelle 6 zeigt uns, dass die geringe Aufnahme die Atmung nur wenig beeinträchtigt. Bei der hier berechneten R_t ist die Formel Lundegårdhs benutzt worden; also wurde angenommen, dass es eine Salzatmung gibt. In der dritten Spalte der Tabelle 7 ist bei der Berechnung angenommen worden, dass kein Einfluss der NaCl-Aufnahme vorliegt. Die berechnete R_t ist dann das Produkt des durchschnittlichen Stundenwertes während der ganzen Versuchsdauer und der Zeit der einzelnen Beobachtungen. Es stellt sich dann heraus, dass bei dieser Annahme die Abweichungen der gefundenen Atmung etwas grösser als im ersten Falle sind, wodurch es wahrscheinlicher wäre, dass die Auffassung einer Ionenatmung die richtige ist. Jedoch ist bei diesem Versuch das Ergebnis

nicht so sprechend, dass daraus die Anionenatmung gefunden worden wäre, wenn diese nicht bei den Versuchen, bei denen die Aufnahme aus einer hohen Konzentration erfolgte, überzeugend nachgewiesen worden wäre.

TABELLE 7.

Vergleich der Abweichungen zwischen den berechneten und gefundenen Totalwurzelatmung bei der Annahme, dass eine Salzatmung besteht und dass die NaCl-Aufnahme keinen Einfluss auf die Wurzelatmung hat.
R_t ist in letztgenannten Fall aus der mittleren Atmungsintensität während des Versuches berechnet (= 0,0214 m. mol CO_2 pro Stunde).

R_t nach den Formeln berechnet	Abweichung der gefundenen R_t	R_t berechnet aus dem mittleren Stundenwert (= 0,00214 m. mol)	Abweichung
0,330 m. mol CO_2	+ 0,003	0,342 m. mol CO_2	+ 0,015
0125	— 0,015	0,128	— 0,012
0,333	— 0,017	0,342	— 0,008
0,128	— 0,005	0,128	— 0,005
0,331	+ 0,023	0,342	+ 0,034
0,388	— 0,019	0,376	— 0,031

In diesem Zusammenhang verweise ich noch auf die Versuche von Steward und Hoagland. Diese Forscher arbeiteten immer mit niedrigen Salzkonzentrationen und geringer Aufnahme, so dass immer berücksichtigt werden muss, dass auch hier die Ergebnisse keinen so positiven Charakter haben, dass hieraus die genannte Auffassung eindeutig hervorgeht. Dies war ja auch bei dem obenerwähnten Versuch nicht der Fall.

§ 34. *Der k-Wert bei Na_2SO_4.*

Auch für dieses Salz ist die Salzatmung untersucht worden.

Es wurde hierbei dieselbe Methode wie die bei der Bestimmung von k für NaCl bei Aufnahme aus niedriger Salzkonzentration angewandt.

Die Aufnahme dieses Salzes ist aus SO_4-Bestimmungen gefunden worden.

In der Tabelle 8 sind die Ergebnisse eines vollständigen Versuches angeführt.

Es zeigt sich, dass auch bei diesem Salz eine Salzatmung nachgewiesen werden kann, wobei der Wert k = 0,32 gefunden wurde. Aus einem ähnlichem Versuch ergab sich der Wert k = 1,0. Für

TABELLE 8.
Wurzelatmung und Na_2SO_4-Aufnahme.

Zeit in Stunden	Na_2SO_4-Aufnahme in m. mol	Co_2 gefunden in m. mol			Total CO_2 berechnet nach der Formel in m. mol	Abweichung der gefundenen Werte
		in der Luft	in der Lösung	Total		
17	0,038	0,428	0,010	0,438	0,421	+ 0,017
6	0,018	0,172	0,008	0,180	0,204	— 0,024
$16^1/_2$	0,075	0,382	0,000	0,382	0,421	— 0,039
6	0,083	0,186	0,011	0,197	0,172	+ 0,025
6	0,089	0,160	0,014	0,174	0,174	0,000
6	0,063	0,162	0,007	0,169	0,165	+ 0,005

R_g berechnet aus der Formel = 0,0240 m. mol CO_2 (pro Stunde)
k (Na_2SO_4) berechnet aus der Formel = 0.32

eine mögliche Erklärung der Unterschiede in absoluter Grösse gilt dasselbe, wie schon für NaCl besprochen wurde.

§ 35. *Diskussion.*

Aus den Versuchen geht also hervor, dass bei der Aufnahme das Lundegårdhsche Prinzip, d.h. dass ein bestimmter *Teil* der Wurzelatmung mit dieser Aufnahme verbunden ist, gilt. Die Totalatmung setzt sich immer aus zwei Koponenten, R_g und die Salzatmung, zusammen. Letztere wird durch die Aufnahme und eine Konstante k bestimmt. Die Tatsache, dass bei einer Pflanze der k-Wert um einen bestimmten Wert schwankt, weist unbedingt auf das Bestehen einer Salzatmung hin.

Eine stimulierende Wirkung z.B. des Cl-Ions oder Na-Ions in der äusseren Flüssigkeit oder des schon aufgenommenen Cl oder Na auf die Atmung ist von vornherein nicht zu verwerfen. Die Möglichkeit besteht jedoch, dass auch die Permeabilität des O_2 gesteigert wird und also eine erhöhte Atmung auftreten würde.

Der Atmungsverlauf in den Versuchen unterstützte diese Gründe einer plötzlichen Steigerung der Intensität nicht. Bei der NaCl-Aufnahme nimmt die CO_2-Abgabe allmählich ab und erreicht auf die Dauer wieder ihren früheren Wert. Nachdem die Pflanzen wieder in Wasser zurückgebracht wurden, stellte sich heraus, dass sich die Atmung nicht geändert hatte. (In Nährlösungen bleibt ein geringer Einfluss auf die R_g bestehen). Das Vorhandensein des NaCl in der Flüssigkeit oder in der Wurzel hat also an sich keinen Einfluss; nur *während* der Aufnahme ist die CO_2-Abgabe höher.

Auch ist es nicht zu erklären, dass der genannte Einfluss oder andere Einflüsse des NaCl der NaCl-Aufnahme proportinal sein würden, gleichgültig ob diese viel oder wenig beträgt.

Bis auf nähere Erklärungen lassen sich die Versuche am besten durch die Annahme, dass die Aufnahme Energie erfordert und die gefundene Salzatmung, gemessen als CO_2, ein Mass für die geleistete Arbeit ist, erklären.

Es versteht sich, dass keine Proportionalität zwischen der Aufnahme und der Totalatmung zu erwarten ist, weil diese nur zwischen der Aufnahme und einem *Teil* der Atmung, d.h. nur der „Salzatmung", besteht.

Diskussion über mögliche Fehlerquellen bei der Bestimmung der Salzatmung.

Mögliche Fehlerursachen bei der Bestimmung der Konstante für ein Salz können selbstverständlich bei der Bestimmung der aufgenommenen Salzmenge und bei der Bestimmung der Sonderatmung, die durch die Aufnahme verursacht wird, auftreten. Die erste Fehlerquelle lässt sich durch eine genaue Analyse vermeiden.

Bei meinen Versuchen ist die NaCl-Aufnahme aus der Aufnahme des Cl-Ions abgeleitet worden. Dies wird gewiss nicht völlig richtig sein und Fehler von einigen Zehnern v. H. in der aufgenommenen Menge ergeben können; in demselben Verhältnis kann der k-Wert für NaCl beeinflusst werden. Letzteres findet natürlich nur statt, wenn durch die Aufnahme des Na-Ions auch eine Sonderatmung auftritt. Sollte L u n d e g å r d h jedoch mit seiner Annahme, dass die Aufnahme der Kationen nicht mit einer Kationenatmung verbunden ist, recht haben, dann ist selbstverständlich gegen diese Bestimmungsweise nichts einzuwenden. Im ungünstigsten Falle kann sich jedoch die Folgerung, dass die Konstante hinsichtlich schon bekannter Werte einen niedrigen Wert hat, behaupten. Bei der mengenmässigen Bestimmung der Salzatmung gibt es noch andere Faktoren, die beachtet werden müssen.

An erster Stelle erhebt sich die Frage, ob alles durch die Salzatmung gebildete CO_2 von den Wurzeln ausgeschieden wird oder ob ein Teil in die oberirdischen Teile befördert wird. Dasselbe gilt, wenn man statt der CO_2-Abgabe die O_2-Aufnahme bestimmt; in diesem Falle muss der Möglichkeit Rechnung getragen werden, dass ein Teil des O_2 für die Salzatmung nicht durch die Wurzeln aufgenommen wird, sondern von dem Spross herrührt. Dass ein Transport von CO_2 und O_2 von der Wurzel zum Spross oder umgekehrt erfolgen *kann*, lässt sich sich leugnen. Bei Wasser- und Sumpfpflanzen wird in diesem Zusammenhang immer auf die Entwicklung

der Luftkanäle hingewiesen, wodurch das O_2 zu den Wurzeln, die selbst in einem O_2-armen Milieu leben, geleitet wird. Auch bei gewöhnlichen Pflanzen kann dies unter bestimmten Verhältnissen auftreten, z B. nach Cerrighelli, Cannon.

Bei diesen Salzatmungsversuchen wurden die Wurzeln jedoch optimal mit O_2 versehen und es scheint mir sehr unwahrscheinlich, dass in diesem Falle der O_2 für die Salzatmung von den oberirdischen Teilen herrühren würde, namentlich bei den Pflanzen, die in dieser Hinsicht keinen besonderen Bau zeigen.

Da hier jedoch die Salzatmung auf die CO_2-Abgabe bezogen wurde, muss noch nachgeprüft werden, ob oben erwähntes auch hier gilt. Auch für das CO_2 muss angenommen werden, dass ein Transport zum Spross möglich ist. Auch hier erhebt sich wieder die Frage, ob dies wirklich unter diesen Versuchsbedingungen, wobei die Wurzeln sich in einem CO_2-freien Milieu befinden und die verwandten Wurzeln sehr dünn sind, geschieht. Bei diesen Versuchen findet immer eine sehr starke Kohlensäureabgabe statt.

Es ist für dieses Problem eigentlich nicht von Bedeutung, ob überhaupt ein Transport zum Spross, wodurch die Grösse der Grundatmung etwas zu niedrig gefunden wird, vorliegt. Es kommt ausschliesslich darauf an, ob bei einer Wurzel, die schon eine sehr starke CO_2-Abgabe zeigt, das bei der Salzatmung gebildete CO_2 in die überirdischen Pflanzenteile geleitet wird. Letzteres scheint mir im allgemeinen nicht wahrscheinlich, vor allem schon darum nicht, weil die Aufnahme und die stärkste Akkumulation an der Oberfläche der Wurzeln, wo ebenfalls die Salzatmung erfolgt, stattfindet.

Aus den Versuchen Lundegårdhs geht hervor, dass bei Hafer kein CO_2 zu den oberirdischen Teilen befördert wird. Bei seinen Versuchen treten ja keine Unterschiede in der Salzatmung auf, wenn er mit abgeschnittenen Wurzeln oder aber mit vollständigen Pflanzen arbeitet. Auch Henderson z.B. kommt beim Studium der Wurzelatmung (bestimmt als CO_2-Abgabe und O_2-Aufnahme) zu dem Schluss, dass kein CO_2-Transport nach oben statt findet. Obgleich ein CO_2-Transport zum Spross möglich ist, tritt dieser nicht immer auf. Unter den jeweiligen Versuchsbedingungen scheint es mir kaum wahrscheinlich, dass *CO_2 der Salzatmung* zum Spross weitergeleitet würde.

Eine andere Frage ist, ob die gesamte Atmungssteigerung, die man beobachtet, eine Folge der Aufnahme an sich ist oder ob diese z.T. durch Synthese, z.B. Eiweissynthese bei NO_3-Aufnahme, verursacht wird. In diesem Zusammenhang muss auf die Untersuchungen Postmas (1939) hingewiesen werden. Bei Haferwurzeln, die stark an N-Verbindungen und Kohlehydraten verarmt waren, zeigt sich

eine sehr gesteigerte Wurzelatmung, wenn diese in eine NO_3 und Glukose enthaltende Lösung gebracht werden, d.h. im Vergleich zu Wurzeln, die nur über Glukose verfügen (die Abgabe in Millimol beträgt bzw. 0,479 und 0,078).

Unter ähnlichen Verhältnissen hat im ersteren Falle überdies eine starke Eiweisssynthese in der Wurzel statt. P o s t m a hält es demnach für wahrscheinlich, dass letzteres auch eine gesteigerte Atmung veranlasst, so dass die Steigerung einen doppelten Grund hat.

Auch L u n d e g å r d h hat dieses Problem wiederholt in Diskussion gebracht und steht (1937) auf dem Standpunkt, dass in der Wurzel eine Umsetzung des Nitrats erfolgt, dass dies aber kein Anlass für eine besondere CO_2-Ausscheidung ist und die beobachtete Steigerung also ausschliesslich durch die Aufnahme des Nitrats verursacht wird.

Es versteht sich, dass dieses bei Ionen, die nicht weiter in den Stoffwechsel eingeschaltet werden, wie dies bei dem NaCl der Fall ist, nicht auftritt. Bei der Aufnahme von NO_3-, SO_4- und PO_4-Ionen wird immer eine weitere Umsetzung dieser Ionen berücksichtigt werden müssen. Hierbei tritt möglicherweise eine Steigerung der Atmung auf, weil die hierzu benötigte Energie, schliesslich durch die Atmung geliefert wird.

KAPITEL VII.

DIE KONSTANTE K UND DAS HALOPHYTENPROBLEM.

§ 36. *Die Konstante k und das Halophytenproblem.*

Bei der Zielsetzung wurde schon auf die Wahrscheinlichkeit hingewiesen, dass der k-Wert, wenigstens für NaCl, gering sein wird, weil durch die grossen Mengen, die aufgenommen wurden bei einem k-Wert, gefunden bei den bisher untersuchten *glykyphytischen* Pflanzen, die Wurzelatmung hoch sein würde. In diesem Zusammenhang wurde schon auf die oft mangelhafte O_2-Zufuhr zu der Wurzeln an ihren natürlichen Standorten hingewiesen. Auch würden höhere Anforderungen an die zur Verfügung stehenden Kohlehydraten u.ä. in den Wurzeln und deren Transportkapazität zu den Wurzeln gestellt werden.

Wenn einer dieser Faktoren in unzulänglichem Masse vorhanden ist, dann kann sich hieraus eine Einschränkung der Aufnahmegeschwindigkeit der Salze ergeben. Für O_2 wurde dies schon von S t e w a r d, H o a g l a n d, L u n d e g å r d h u.a. nachgewiesen.

Je höher der k-Wert ist, desto eher werden die genannten Faktoren auf die Aufnahme von Salzen, die zur Wiederherstellung des Gleichgewichts des osmotischen Wertes in Bezug auf die Umgebung erforderlick ist, einen hemmenden Einfluss ausüben. Dies findet vor allem statt wenn der osmotische Druck eine plötzliche Steigerung erfährt.

Ein günstiger Wert der Konstante könnte für ein etwaiges Vorkommen von Pflanzen auf salzreichem Boden von grosser Bedeutung sein.

Wenn wir den gefundenen Wert von k mit anderen Werten vergleichen, dann stehen uns nur die Versuche Lundegårdhs zur Verfügung. Dieser fand für Cl die k-Werte 2,8—4,8 (s. S. 646). Diese Werte dürfen unmittelbar mit dem gefundenen Wert für NaCl verglichen werden, weil bei dem Objekt Lundegårdhs die Na-Aufnahme keine merkliche Steigerung der Atmung hervorruft, so dass also der Wert für Cl derselbe wie für NaCl ist. Es ergibt sich, dass der Einfluss der NaCl-Aufnahme bei Aster im Vergleich zu dem NaCl-Einfluss bei den Objekten des genannten Forschers gering ist. Dieser arbeitete mit Hafer und fand auch bei Tabak gleiche Werte.

Dasselbe gilt ebenfalls für das Na_2SO_4. Auch hierfür darf der k-Wert unmittelbar mit dem von Lundegårdh gefundenen k-Wert für SO_4 verglichen werden.

In der folgenden Tabelle sind alle bekannten k-Werte gegeben.

Weizen	k für NO_3	1,5—3,2 (—4,9)	(Lundegårdh)
	„ „ NaCl / Cl	2,8—4,8 (—9,8)	(„ „)
	„ „ Na_2SO_4 / SO_4	12	(„ „)
Tabak	Werte ungefähr wie bei Weizen		
Aster	k für NaCl	0,076—0,67	
	„ „ Na_2SO_4	0,32—1,08	

Aus der Tabelle ist also ersichtlich, dass der k-Wert für NaCl sowie für das Na_2SO_4 im Vergleich zu schon bekannten Werten glykischer Pflanzen sehr gering ist. Die Halophyten nehmen also diese Salze leicht auf, in dem Sinne, dass zur Aufnahme dieser Salze nur wenig Salzatmung erforderlich ist. Dieses hat gewiss seinen Vorteil für Pflanzen, die auf NaCl-reichem Boden vorkommen, dieses Salz in grossen Mengen aufnehmen und hierdurch imstande sind das benötigte Wasser aus einer Bodenlösung mit hohem osmotischem Wert osmotisch aufzunehmen.

Weitere Untersuchungen werden entscheiden müssen, ob bei allen

salzaufnehmenden Halophyten, oder wenigstens bei einem Teil derselben, ein gleiches, günstiges Verhältnis zwischen Aufnahme und Atmung besteht und ob dies als eine allgemeine Eigenschaft der Salzpflanzen, die das Vorkommen auf salzreichem Boden ermöglicht, angesehen werden kann.

Überdies könnte man sich denken, dass Abstufungen dieser Konstante ein Faktor für die Verbreitung dieser Pflanzen in Bezug auf Bodeneigenschaften, wie O_2-Gehalt u.ä., sein würde. Auf Seite 626. wurde schon angegeben, wie sich etwaige Ausnahmen erklären liessen.

Für Halophyten könnte man sich nachstehende Möglichkeiten der Salzaufnahme hinsichtlich des Milieus und der Atmung denken.

I A Der k-Wert ist gering für *alle* Salze.

Dann ist durch Ionenaufnahme eine schnelle Einstellung auf die Konzentration des Milieus möglich, ohne dass die Wurzelatmung einen besonders hohen Wert annimmt. Die Pflanze stellt dann nicht solche hohen Anforderungen an die Bodendurchlüftung.

B Der k-Wert ist gering für *gewisse* Salze.

Die Pflanze verfügt dann über gewisse Salze, die mit geringer Salzatmung aufgenommen werden können.

II Der k-Wert ist gross für alle Salze.

Die Wurzelatmung wird einen hohen Wert haben und sehr zunehmen, wenn in kurzer Zeit viel aufgenommen werden muss um eine Übereinstimmung der beiden osmotischen Werte zu erzielen. In dem Falle ist eine bessere O_2-Zufuhr zu den Wurzeln erforderlich. In einem O_2-armen Boden kann, wie schon auf Seite 626 erwähnt wurde, ein besonderer morphologisch-anatomischer Bau für die O_2-Zufuhr zu den Wurzeln von Bedeutung sein, wie z.B. Luftkanäle u.ä., die vom Blatt aus O_2 zuführen können, oder z.B. Luftwurzeln. Eine gesteigerte O_2-Zufuhr zu den Wurzeln ist in geringerem Masse notwendig, wenn keine starken Wechsel in der Salzkonzentration auftreten. Die Aufnahme wird dann immer allmählicher vor sich gehen; solche extremen Atmungsintensitäten treten dann nicht auf.

III Der k-Wert ist *sehr* gross.

Dieser Fall wäre denkbar und würde dann bedeuten, dass keine oder fast keine Salze aufgenommen werden würden. Dies könnte bei den nicht-salzaufnehmenden Halophyten auftreten.

Bei Aster sehen wir, dass sowohl das NaCl als auch das Na_2SO_4 mit wenig Energieaufwand aufgenommen werden können. Ob diese Pflanze unter IA oder IB eingeteilt werden muss, wird aus weiteren k-Bestimmungen folgen müssen.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Als Halophyten werden diejenigen Pflanzen bezeichnet, die ihre optimale Entwicklung auf einem NaCl-haltigen Boden, einem sog. halischen Boden, haben.
2. Salicornia herbacea hat ihre optimale Entwicklung in meinen Kulturversuchen bei 4/12 Mol. NaCl (= 2 % NaCl).
3. Diese Wachstumskurve wird durch die Konzentration der Cl-Ionen und nicht durch den osmotischen Wert oder die Konzentration der Na-Ionen bestimmt. Das Cl wirkt also bis zu einer bestimmten Konzentration stimulierend auf die Entwicklung, darüber hinaus hemmend.
4. Hierbei ist es jedoch für die Pflanze nicht gleichgültig, mit welchem Kation das Cl verbunden ist.

   Ab 2/12 Mol. ist die Entwicklung immer am besten, wenn Na das Kation ist.

   In der niedrigen Konzentration hat das Mg dieselbe Wirkung wie das Na, während das K in diesen Konzentrationen etwas weniger günstig wirkt.

   Das Ca zeigt eine stark giftige Wirkung (über 2/12 Mol $CaCl_2$ ist keine Entwicklung mehr möglich; in Gemischen mit NaCl werden höhere Konzentrationen ertragen).
6. Auch das Cl kann in gewissem Masse durch andere Ionen ersetzt werden.

   Bis 2/12 Mol hat das NO_3-Ion ungefähr dieselbe Wirkung wie das Cl-Ionen, darüber hinaus wirkt es schnell schädlich.

   Bei Ersetzung des Cl durch SO_4 bleibt in allen Konzentrationen die Entwicklung ungefähr die gleiche; diese ist ungefähr der Entwicklung in der niedrigsten NaCl-Konzentration (1/12 Mol.) gleich. Das SO_4-Ion ist also ein wenig schädliches Ion und kann gewissermassen das Cl ersetzen.
7. Der Einfluss, den die Salze auf den sukkulenten Bau ausüben, beruht ausschliesslich auf dem Vorhandensein des Cl-Ions und nicht auf dessen Konzentration.
8. In Sulfat- oder Nitratlösungen tritt (im Vergleich zu Pflanzen, die ohne NaCl gezüchtet wurden) keine Sukkulenz ein.

9. Die Kationen haben keinen Einfluss auf den Sukkulenzgrad der Pflanzen.

   Die Wirkung der Ionen auf die Sukkulenz wird also nicht durch ihren Platz in der lyotropen Reihe, also nicht durch die Intensität, der quellenden oder entquellenden Wirkung auf die Plasmakolloiden, bestimmt.

10. Der Einfluss des NaCl auf die Wasserabgabe beruht gleich wie der gefundene Einfluss anderer Salze auf einer spezifischen Wirkung desselben und nicht auf osmotischen Wirkungen der Salzlösungen.

11. Bei Aster Tripolium ist mit der Salzaufnahme eine Sonderwurzelatmung, die eine direkte Folge dieser Aufnahme ist, verbunden. Diese „Salzatmung" tritt also allein *während* dieses Prozesses auf.

12. Die Grösse der Salzatmung wird durch die aufgenommene Salzmenge und einen Faktor k bestimmt.

    Diese Versuche bestätigen also die Versuche von Lundegård h, wobei er nachweist, dass mit der Salzaufnahme eine Sonderwurzelatmung verbunden ist. Kritik an diesen Versuchen ist nicht haltbar, da sie auf Versuchen, deren Methode nicht hinreicht oben erwähntes Resultat zu finden, oder auf Versuchen, wobei die Eigentümlichkeiten des Objekts Ursache eines negativen Resultats sind, beruht.

13. Die Salzatmung ist, wenn die Aufnahme aus einer hohen Konzentration (also in Richtung eines Konzentrationsgefälle) erfolgt, gleich der Salzatmung wenn die Aufnahme aus einer niedrigen Konzentration (also gegen ein Konzentrationsgefälle stattfindet.

14. Die Konstante k für NaCl und Na_2SO_4 ist bei dem Halophyt Aster im Vergleich zu der bei schon bekannten glykischen Pflanzen niedrig. Diese Pflanze kann also mit verhältnismässig wenig Energie die genannten Salze aufnehmen. Im allgemein wird dies sicherlich von Vorteil sein für Pflanzen, die auf einem stark salzhaltigen Boden vorkommen.

Diese Arbeit wurde ausgeführt im Pflanzenphysiologischen Laboratorium der Universität Amsterdam. Dem Direktor dieses Instituts, Herrn Prof. Dr Th. Weevers bin ich für seine Hilfe und Leitung grossen Dank schuldig. Neben ihm möchte ich Herrn Dr A. W. H. van Herk meinen Dank für seinen hilfebetätigtes Interesse aussprechen.

LITERATURVERZEICHNIS.

Adriani, M. J., Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 40, 1937. Arnold, A. & Benecke, W., Planta 23, 1935. Arnold, A., Jahrb. f. wiss. Bot. 83, 1936.
Batalin, A., Regels Gartenflora 28, 1876. —— Bull. congr. internat. de bot. et hortic. St. Pétersbourg 1886. Benecke, W., Zeitschr. f. Bot. 23, 1930. —— Ber. d. d. Bot. Ges. 48, 1930. —— und Arnold, A., Planta 14, 1931. —— —— Ber. d. d. Bot. Ges. 49, 1931. Bickenbach, K., Beiträge z. Biol. der Pflanzen 19, 1931. Birger, S., Beih. z. Bot. Zentralbl. 21, 1907. Braunn-Blanquet J., Bharucha F. & Meier, H., Ber. d. Scheiz Bot. Ges. 40, 1931. Brick, C., Schrift. d. naturforsch. Ges. Danzig 1888. Briggs, G. E. Proc. Roy. Soc. B 107, 1930. —— and Petrie, A. H. K., ebenda 108, 1931. Brooks, S. C., Protoplasma 8, 1929.
Cannon, W. A., Plant Physiol. 7, 1932. Cerighelli, R., Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 1920. —— Rev. Gén. Bot. 1925. —— Ebenda 1937. Chermezon, H., Ann. d. sc. nat. Bot. 9sér. 12, 1910.
Delf, E. M., Ann. of Bot. 25, 1911. —— Ebenda 26, 1912.
Eijk, M. v., Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 37, 1934. —— Ebenda 41, 1938.
Faber, F. C. v., Ber. d. d. Bot. Ges. 31, 1913. —— Ebenda 41, 1923. Feekes, W., Nederlandsch Kruidkundig Archief. 46, 1936. Fitting, H., Zeitschr. f. Bot. 3, 1911.
Gessner, C., Diss. Freiburg 1920.
Halket, A. C., Ann. of Bot. 29, 1915. Hendeson, L., Plant Physiol. 9, 1934. Hill, T., New Phyt. 7, 1908. Hoagland, D. R., Ann. Rev. of Biochem 1, 1932. —— Ebenda 2, 1933. —— and Broyer, T. C., Plant Physiol. 11, 1936. Holtermann, C., Der Einfluss des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe 1907.
Kammerling, Z., Flora N.F. 106, 1914. Keller, B., Journ. of Ecology 13, 1925.
Landolt & Börnstein, Physikalische und Chemische Tabelle. Lesage, P. M., Rev. gén. de Bot. 2, 1890. Lundegårdh, H. und Burström, H., Biochem. Zeitschr. 261, 1933. Lundegård, H., Ann. Rev. of Biochem. 3, 1934. —— Naturwiss. 22, 1934. —— und Burstöm, H., Biochem. Zeitschr. 277, 1935. —— Ebenda 290, 1937. —— Ebenda 300, 1939. —— Nature 143, 1939.
Montfort, C., Zeitschr. f. Bot. 14, 1922. —— Jahrb. f. wiss. Bot. 65, 1926. —— und Brandrup, W., Ebenda 66, 1927. —— und —— Ebenda 67, 1928. —— Flora N.F. 21, 1927.
Øllgaard, E., Biochem. Zeitschrift 274, 1934.
Peters, J. P. and v. Slyke, D. D. Quantitative Clinical Chemistry II. Petrie, A. K. H., Australian Journ. Exp. Biol. Med. Sci. 11, 1933. Pfeffer, F., Pflanzenphysiologie I. Pirschle, K. und Mengdehl, H., Jahrb. f. wiss. Bot. 74, 1931. Poma, G., Bull. Acad. Roy. de Belgique. Cl. d. sc. 5e sér. 8, 1922. Postma, W. P., Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. 42, 1936.

Rosenberg, ., Kgl. Svenska Vet. Akad. Förhandl. 54, Nr. 9, 1897. Rosenfels, R. S., Protoplasma 23, 1935. Ruhland, W., Jahrb. f. wiss. Bot. 55, 1915.
Schimper, A. F. W., Die indo-malayische Strandflora, 1891. —— Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 1898. Schratz, E., Jahrb. f. wiss. Bot. 80, 1934. —— Ebenda 81, 1934. —— Ebenda 83, 1936. —— Ebenda 84, 1937. Steiner, M., Jahrb. f. wiss. Bot. 81, 1934. Steward, F. C., Protoplasma 15, 1932. —— Wright F. and Berry W. E., Protoplasma 16, 1932. —— Ebenda 17, 1932. —— Ebenda 18, 1933. —— and Berry, W. E., Ann. of Bot. 48, 1934. —— and —— Journ. Exp. Biol. 11, 1934. —— Ann. Rev. of Biochem 4, 1935. —— and —— and Broyer, T. C., Ann. of Bot. 50, 1936. Stocker, O., Zeitschr. f. Bot. 16, 1924. —— Ebenda 17, 1925. —— Bot. Abhandl. 13, 1928. —— Erg. d. Biologie 3, 1928. —— Salzpflanzen, Handwört. d. Naturw., 1933.
Terras, J. A., Proc. Scot. Micro. Soc. 9.
Walter, H., Naturw. und Landwirtsch. Heft 9, 1926. —— Ber. d. d. Bot. Ges. 54, 1936. —— Jahrb. f. wiss. Bot. 84, 1937. —— und Steiner, M., Zeitschr. f. Bot. 30, 1936/37. Warming, E., Kgl. danske Vidensk. Selsk. Skr. 6 roekke, naturv. og. math. afd. 8, 1897. —— und Graebner, P., Lehrbuch der ökolischen Pflanzengeographie. Berlin 1918. Weevers, Th., Correspondentieblaadje-Zuiderzeeonderzoek deel 2, No. 9.
Zellner, J., Sitz ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-nat.-Klasse. Abt II, b 135, 1926. —— Ebenda 139, 1930.